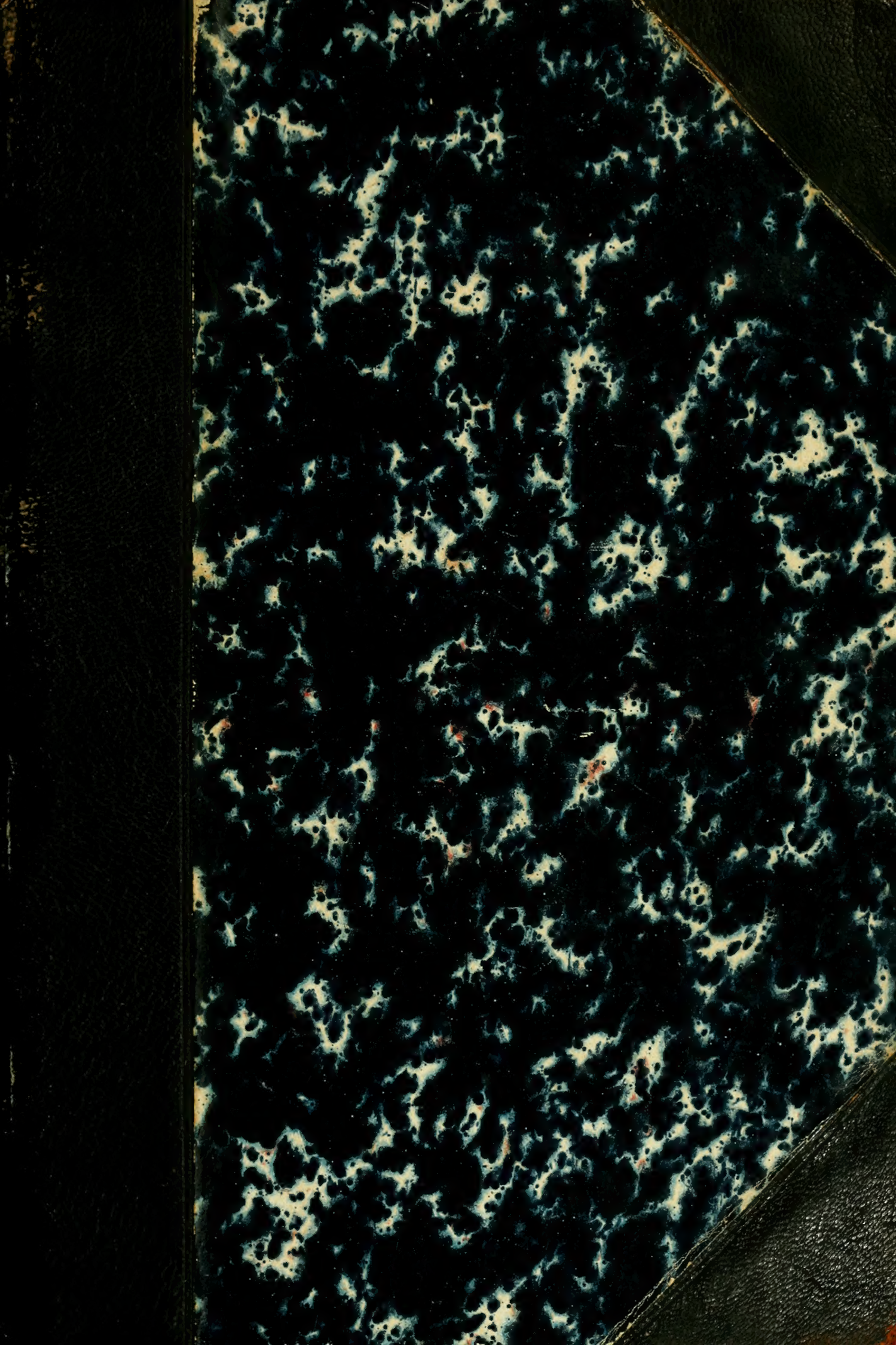
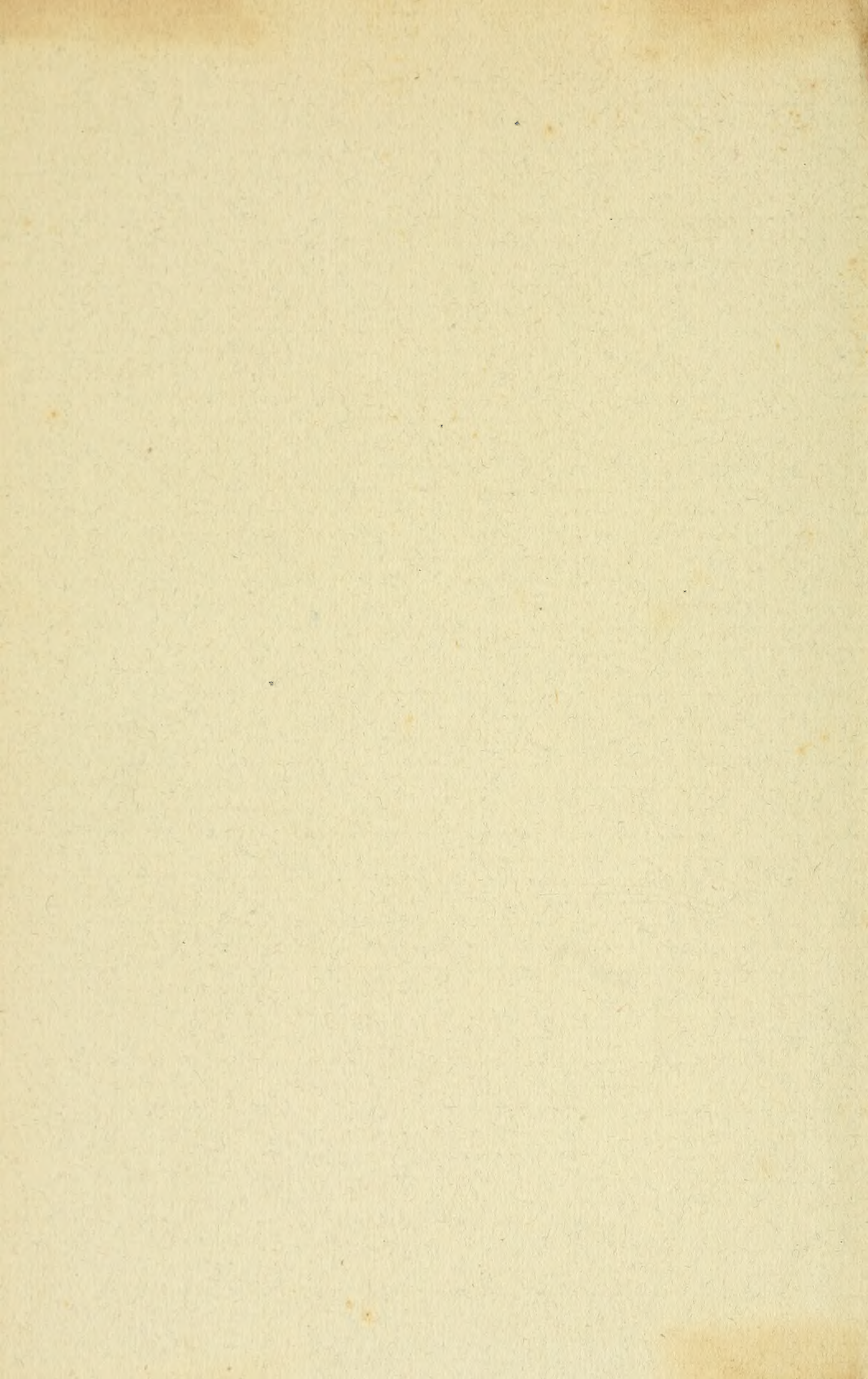
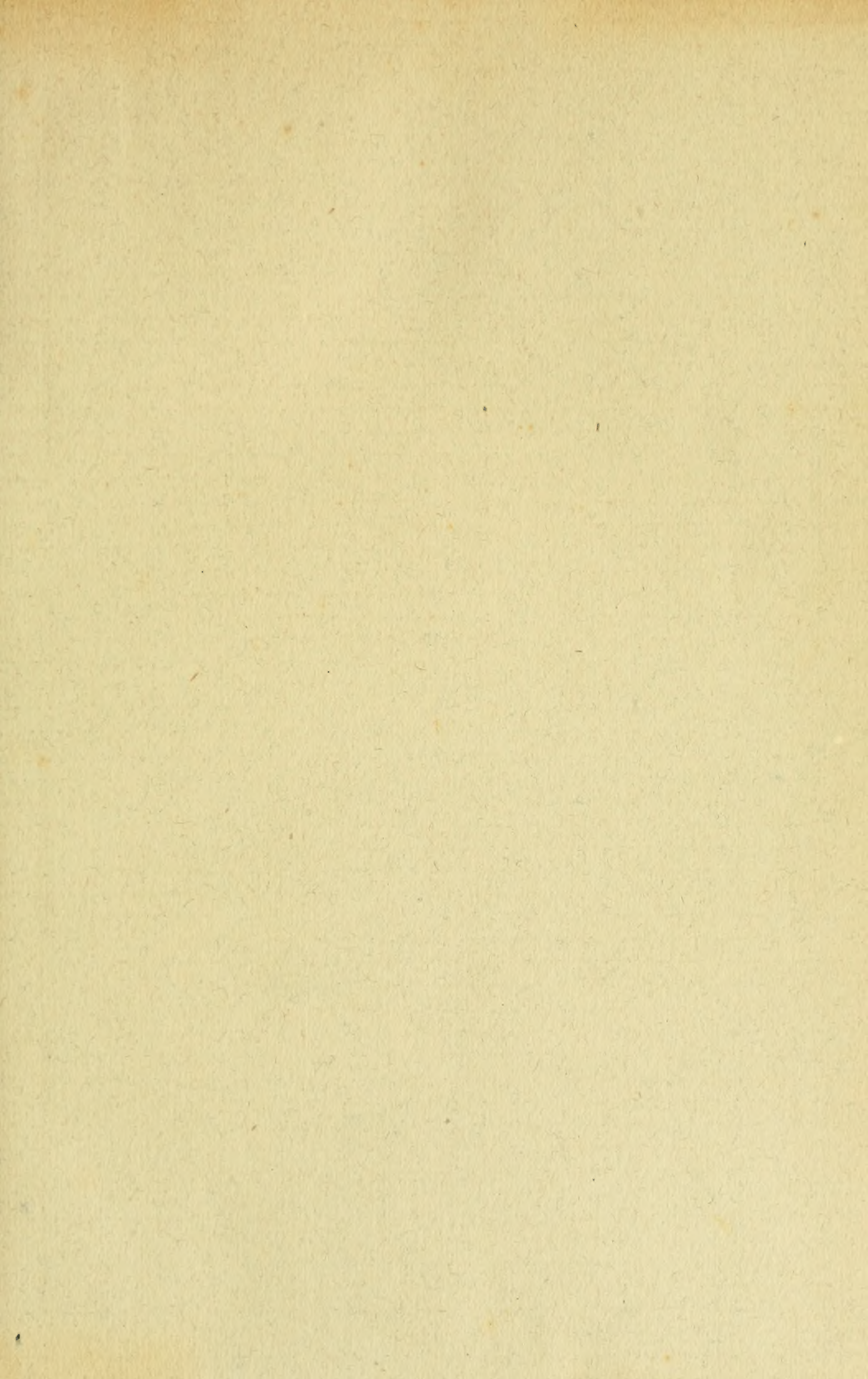
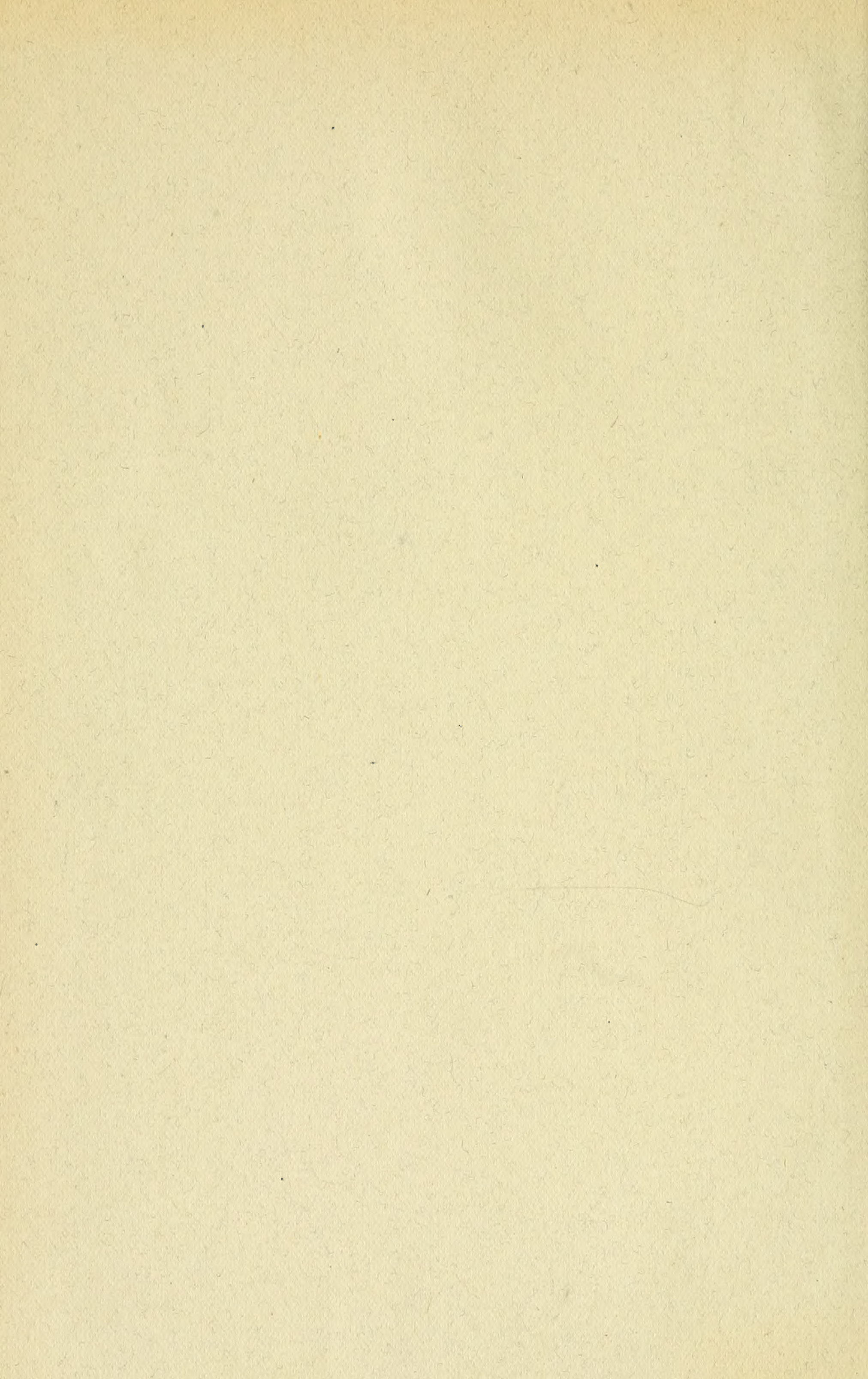












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTSIEBENTER BAND

MIT 310 FIGUREN IM TEXT UND 23 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

1812

Inhalt des hundertsiebenten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 30. September 1913

Zweites Heft

Ausgegeben den 28. Oktober 1913

Drittes Heft

Ausgegeben den 4. November 1913

Viertes Heft

Ausgegeben den 9. Dezember 1913

Das Blutgefäßsystem von Anodonta cellensis Schröt.

Von

H. Schwanecke.

(Aus dem zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 39 Figuren im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.

Den vor nunmehr über 50 Jahren erschienenen ausgezeichneten Arbeiten von LANGER über das Gefäßsystem der Teichmuschel sind seitdem keine neueren Untersuchungen gefolgt, die rein morphologisch über das Gefäßsystem irgendwelcher Muscheln in einem derartigen Umfange Aufschluß geben. Zwar beschäftigte sich auch fernerhin eine große Anzahl von Forschern mit dem Gefäßsystem besonders von *Anodonta*, aber sie ließen sich mehr von histologischen und physiologischen Gesichtspunkten als von morphologischen leiten. Nur mehr gelegentlich, falls es der Zweck ihrer Arbeit erforderte, streiften sie auch morphologische Spezialfragen. Da ihre Ergebnisse teilweise von denen LANGERS abwichen, teilweise aber eine Erweiterung derselben darstellten, so schien es nicht ohne Wert zu sein, alles auf diesem Gebiet bisher bekannt gewordene zusammenzustellen, nachzuprüfen und kritisch zu sichten. Es soll dadurch eine möglichst sichere Grundlage für künftige Untersuchungen geliefert werden, mögen diese nun physiologischer oder histologischer Art sein.

Da im Prinzip der Bau des Gefäßsystems der Muscheln ein recht übereinstimmender ist, so konnte eine sich besonders leicht darbietende Muschel für die Ausführung der vorliegenden Untersuchungen gewählt werden, nämlich unsre gewöhnliche Teichmuschel, zumal sie ohnedies für die Darstellung der andern Organe des Muschelkörpers bei gleichzeitig ausgeführten Untersuchungen verwendet wurde. Bezüglich der speziellen Abweichungen bei den andern Lamellibranchiaten sei besonders auf die Arbeit von MÉNÉGAUX verwiesen. Von vornherein wurde das Hauptgewicht auf die Morphologie des Gefäßsystems gelegt, infolgedessen wurden Abbildungen von Schnitten nur ausnahmsweise gegeben. Dieses Verfahren rechtfertigt sich wohl von selbst aus dem Umfang des Stoffes der vorliegenden Arbeit. Ebenso wie histologische Bemerkungen nur gelegentlich gemacht werden, soll auf die Physiologie nur ganz kurz am Schlusse eingegangen werden, indem dort, als mit der Morphologie des Gefäßsystems eng zusammenhängend, einiges über die Schwellung des Fußes der Lamellibranchiaten gesagt werden soll.

Die Angaben über die Morphologie des Gefäßsystems sind in der Literatur weit verstreut und werden meistens nur gelegentlich bei andern Untersuchungen erwähnt. Eine gute Literaturzusammenstellung hierüber geben GRIESBACH in seiner Habilitationsschrift und dann CARRIÈRE. Wenn auch diese betreffenden Arbeiten selber einen

hauptsächlich histologischen Charakter tragen, so sind jedoch auch die morphologischen Untersuchungen in ihnen nahezu vollständig aufgeführt.

Die sich auf das Gefäßsystem der Muscheln beziehenden Arbeiten lassen sich fast alle in drei große Gruppen einteilen, eine Gliederung, die nicht nur zeitlich, sondern auch inhaltlich vollberechtigt erscheint. In der ersten Gruppe wird hauptsächlich die Frage zu beantworten gesucht, ob die Lamellibranchiaten ein offenes oder ein geschlossenes Gefäßsystem besitzen, d. h. ob echte Capillaren vorhanden sind oder nicht. Hierher gehören als für unsern Zweck wichtig besonders Garner, K. E. v. Baer und Milne-Edwards, auch Cuvier. Daß in diesem Streit eine Einigung nicht zu erzielen war, hatte zwei Gründe.

Einmal waren die Methoden noch nicht ausgebildet und zweitens fehlte eine sichere Grundlage für jene Untersuchungen, da ja die Morphologie des Gefäßsystems noch nicht genügend bekannt war. Diesen Punkt zu klären war also die gegebene Aufgabe für die nun folgende Gruppe von Autoren. Ihr gehören besonders an Keber, v. Rengarten, Langer und v. Hessling. Erst jetzt konnten die histologischen und physiologischen Forschungen erneut aufgenommen und mit mehr Aussicht auf Erfolg durchgeführt werden. Neben der schon genannten Frage nach dem Geschlossensein der Gefäße wird die ebenfalls schon von den älteren Autoren aufgeworfene Frage zu beantworten versucht, ob die Lamellibranchier zur Bewegung ihres Fußes eine Aufnahme von Wasser in das Gefäßsystem nötig hätten. Hier wären besonders zu nennen: Kollmann, Griesbach, Fleischmann, Flemming, E. Ray Lancester, Carrière, Schiemenz, Barrois, Peck, Bonnet u. a. Vielleicht könnte man am Schlusse noch die neueren Autoren von den übrigen abtrennen und zu einer vierten Gruppe zusammenfassen, wie: Janssens, Cuénot, Grobben, Ménégaux, Willem, Rankin, Toureng u. a. Es handelt sich bei diesen meist um nachprüfende oder zusammenfassende Arbeiten. Eins verdient jedoch nochmals hervorgehoben zu werden: eine gleich umfangreiche und gleich genaue Arbeit wie die von Langer über das Blutgefäßsystem der Teichmuschel ist seitdem nicht wieder geliefert worden.

II. Material und Methode.

Als spezielles Objekt für die Untersuchungen über das Blutgefäßsystem der Teichmuschel diente eine in den abgeschnürten Flußarmen der Lahn und der Ohm vorkommende Art, die als *Anodonta cellensis*

Schröt. bestimmt wurde. Wie sich aus dem Zweck der Arbeit von selbst ergibt, wurden ausnahmslos nur große ausgewachsene Exemplare von 12—17 cm Länge verwandt.

Bei der Eigenart des Objektes mußte die Injektion und das darauf folgende Freilegen der injizierten Gefäße auf ganz besondere Schwierigkeiten stoßen. Einmal war die bekannte außerordentliche Kontraktionsfähigkeit dieser Tiere in Betracht zu ziehen und mußte deshalb zu besonderen vorbereitenden Maßnahmen veranlassen. Sodann erschwerte aber auch die innere Beschaffenheit des Muschelleibes, nämlich das dichte, alle Organe umspannende Bindegewebe und die widerstandsfähigen Muskelbündel des Fußes, das Arbeiten. Um die Kontraktionsbewegungen auf ein Minimum herabzusetzen oder womöglich ganz aufzuheben, wurden verschiedene, auch in starker Verdünnung wirksame Muskelgifte verwandt. Nach anfänglichen Versuchen mit Cocain, das sich jedoch in seinen Wirkungen als zu unzuverlässig und schwer zu kontrollieren erwies, wurde nach einer von Hofer angegebenen Methode mittels salzsauerem Hydroxylamin verfahren und hiermit die besten Ergebnisse erzielt. Die Muscheln verblieben über Nacht in einer 3—4%igen wässerigen Lösung dieses Salzes und waren am andern Morgen soweit gelähmt, daß die Injektion vorgenommen werden konnte, ohne befürchten zu müssen, daß die Injektionsmasse in den Gefäßen wieder zurückgetrieben werden könnte. Etwaige noch vorhandene schwache Kontraktionsbewegungen wurden durch Einlegen in verdünnten Eisessig (4%) sofort unterbunden. Selbstverständlich ist die lähmende Wirkung des Hydroxylamins auch abhängig von der Größe und dem jeweiligen Lebenszustand des betreffenden Tieres. Das Verfahren war infolgedessen dementsprechend zu modifizieren.

Was die Injektionsmethode selbst anbetrifft, so war für die Auswahl der Injektionsmasse wie schon angedeutet besonders bestimmend das Fehlen eines besonderen Körperhohlraumes, der die inneren Organe umschließt. Die Injektionsmasse mußte also die nötige Dünnflüssigkeit verbinden mit genügender Festigkeit und Zähigkeit, um bei der nachfolgenden Entfernung des Bindegewebes, der Muskeln usw. weder auszufließen noch zu zerbröckeln. Demnach schieden von vornherein alle Gelatine- und Glyzeringemische aus, desgleichen alkoholische Schellacklösungen, mit welchen beiden ich sehr gute Resultate bei *Helix* erzielt hatte. Dagegen erwies sich Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 40 °C zur Darstellung der Topographie der größeren Gefäße als sehr gut verwendbar. Für die feineren Gefäße wurde eine

von SCHUBERG angegebene Lösung von Celloidin benutzt: in 100 ccm Aceton werden 4 Gramm Celloidin und 4 Gramm Kampher aufgelöst und zur Färbung nach Gutdünken pulverisiertes Zinober oder Ultramarin hinzugefügt. Zur Injektion der feinsten Gefäße wurde diese Masse auf das doppelte verdünnt. Beiläufig möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß sich, wie Injektionsversuche im hiesigen Institut ergaben, diese Masse nicht nur für Mollusken, sondern auch ganz hervorragend für Wirbeltiere eignet, dagegen ergab sich, daß die bekannte MEISENHEIMERsche Injektionsmasse bei Muscheln nicht verwendbar ist, da sie unter den eigenartigen Verhältnissen rasch erhärtet und dann herausbröckelt.

Um das arterielle Gefäßsystem sichtbar zu machen, wurden die Injektionen selber durch die vordere bezw. hintere Aorta ausgeführt, die Injektion der Venen und der Falten des BOJANUSschen Organes durch den Sinus venosus. Die Gefäße der Kiemen wurden injiziert teils ebenfalls durch den Sinus venosus, teils durch die Vorhöfe. Ein Einbinden der Kanüle ist außer an dem Anfangsteil der Aorten unmöglich. Nach der Injektion wurden die Objekte in Kalilauge gelegt; hierdurch wurden sie nach Verlauf von 3—4 Stunden teilweise aufgehellt, so besonders Mantelrand und Fußspitze, das übrige Gewebe wenigstens aufgelockert. Auch Glyzerin eignete sich vorzüglich zum Aufhellen, z. B. Mundlappen, Typhlosolis des Darmes und Kiemen. Das Freilegen geschah meist von der rechten Körperseite her, ein Verfahren, das durch die Lage der Hauptblutgefäße auf der rechten Seite des Darmes geboten war. Aufbewahrt wurden die Präparate in 10%igem Formol, das die Form und Farbe sowohl der Gewebe als auch der Injektionsmasse besser erhält als Alkohol. Jedoch muß das Formol von Zeit zu Zeit wegen der schleimreichen Objekte erneuert werden, ohne daß die eingetretene Trübung auf Mazeration hinweist (vgl. SCHUBERG).

III. Allgemeine Topographie.

Um die Darstellung nicht zu unübersichtlich zu gestalten, empfiehlt es sich vorerst kurz die allgemeine Topographie des Blutgefäßsystems zu behandeln, auf die Einzelverhältnisse jedoch in besonderen Abschnitten einzugehen. Weiter möge noch als einleitende Bemerkung dienen, daß die Bezeichnungen für die Muskulatur entnommen sind: A. LANG, vgl. Anatomie der wirbellosen Tiere, II. Aufl., Mollusca. Für die Bezeichnungen der Gefäße waren LANGER, Das Gefäßsystem der Teichmuschel und v. HESSLING, Die Perlmuschel und ihre Perlen maß-

gebend. Eine für das Verständnis des Verlaufes des Darmkanals sehr gute Bezeichnungsweise, der auch ich mich im folgenden anschließen möchte, bringt F. Gutheil in seiner Arbeit über das Darmsystem und die Mitteldarmdrüse von *Anodonta*.

Da bei den Muscheln Extremitäten zur Fortbewegung fehlen, deren Funktion vielmehr von dem muskulösen, unteren Teil des Eingeweidesacks, dem sogenannten Fuß übernommen ist, so ist deren Bewegung naturgemäß eine ziemlich langsame; dadurch ist aber auch die bedeutende Ausdehnung und Differenzierung des Darmkanals bedingt. Infolgedessen schließt sich auch die Anordnung der Gefäße eng an den Verlauf des Darmkanals und an die Muskelhaube an. Es ist also unbedingt nötig, sich mit der Topographie der Organe speziell des Darmes bekannt zu machen, ehe zu der allgemeinen Beschreibung des Gefäßsystems übergegangen werden kann.

Wie schon Gutheil hervorhob und ich nur bestätigen kann, ist nach unsern Beobachtungen der Verlauf des Darmkanals bei *Anodonta* und *Unio* ein andrer als der sonst in den Lehrbüchern und den übrigen sich mit diesen Muscheln befassenden Arbeiten dargestellte. Diese Tatsache ist wohl den besonderen anatomischen Verhältnissen zuzuschreiben, die ein Freipräparieren des Darmkanals so außerordentlich erschweren. Um so auffallender erscheint es jedoch, daß die schon 1856 erschienene Arbeit Langers den Darmverlauf richtig angibt. Im übrigen möchte ich auf die eingehende Arbeit von F. Gutheil verweisen. Eine richtige Darstellung geben auch die Abbildungen 1, 7 und 8, wo auch die Bezeichnungen der einzelnen Darmabschnitte angeführt sind.

Die allgemeine Ausbildung des Blutgefäßsystems von *Anodonta* kann wohl als die bei den Eulamellibranchiaten typische Form angesehen werden. Bekanntlich unterscheiden sich diese von den drei übrigen Gruppen der Lamellibranchier (vgl. Lang, vgl. Anatomie der wirbellosen Tiere) außer durch den Bau der Kiemen, der Größe und Zahl der Adductoren auch noch durch eine weitere für uns wichtige Eigenschaft: die Lage des Herzens zum Darm. Während z. B. bei vielen Protobranchieren (Nuculiden) das Herz dorsal des Darmes liegt, bei einigen Filibranchieren (Arciden) in zwei Herzen gespalten ist und sich schließlich bei den Pseudolamellibranchiern (Pectiniden) vielfach ventral des Darmes findet, ist es bei den Eulamellibranchiern mit einer Ausnahme (*Teredo*) vom Darm durchbohrt. Da nun die erstgenannten Gruppen in den bezeichnenden Merkmalen als Primitivformen erscheinen, die Eulamellibranchiaten dagegen als

höher entwickelte Stufen, so kann man dies Verhalten wohl als sekundär ansehen. Jedoch ist auch die andre Ansicht, daß die Durchbohrung des Herzens vom Enddarm als Primärzustand aufzufassen sei, die suprarectale und subrectale Lage dagegen als sekundär, nicht von der Hand zu weisen, zeigen doch in derselben altertümlichen Gattung die einzelnen Arten verschiedenes Verhalten (Nucula nucleus Herz über dem Enddarm, Nucula proxima vom Enddarm durchbohrt). Wir haben bei *Anodonta* also ein typisches Eulamellibranchiatenherz: dorsalwärts in der Medianebene gelegen, wird es mit den zwei Vorhöfen vom Pericard eingeschlossen und vom Enddarm durchbohrt.

Dieser Lage entsprechend sondert sich nach vorn dorsal vom Darm die vordere Aorta (Fig. 1 *ao.ant*) noch im Pericard (*pe*) ab und zieht als großer Aortenbogen anfangs ziemlich dicht unter der Körperoberfläche in der Medianlinie entlang. Jedoch noch im Bereiche der Pericardialdrüse, die sich durch ihre braune Farbe von dem umgebenden Gewebe deutlich abhebt, biegt sie aus der Mittelebene nach rechts heraus, senkt sich zwischen die einzelnen Leberlappen und vollzieht oberhalb des Oesophagus ihre erste Teilung. Es entstehen hierbei die Eingeweidearterie (Art. visceralis, Fig. 1 *art.visc.*) und die vereinigte Fuß- und Mantelarterie (Art. pedalis et pallialis communis). Die Visceralarterie führt unterhalb des Magens (*ma*) und am Anfangsteil des Kristallstieldarmes (*K.d.*) entlang, um an der Stelle, wo eine Verbindungslinie der oberen Darmschlinge *A* nach der unteren *B* den Anfangsdarm schneidet, sich zu gabeln. Ein Ast überschreitet den Darm, um an dessen Dorsalseite weiterzulaufen, während der andre die ursprüngliche Richtung beibehält. Beide verästeln sich in verschiedenster Weise auf den Darmschlingen. Die vereinigte Fuß- und Mantelarterie teilt sich nach kurzem Laufe wiederum. Die eigentliche Fußarterie (Art. pedalis) behält die ursprüngliche Richtung bei bis zur sogenannten Muskelhaube des Fußes (*mu*), in deren oberen Teil sie unter Abgabe zahlreicher kleinerer Arterien in nach unten convexem Bogen verläuft. Der andre Ast, die Art. pallialis, (*art.pall.*), teilt sich, der Bilateralsymmetrie des Tieres entsprechend, an der Rückseite des vorderen Adductors (*add.ant.*) oberhalb des Oesophagus nochmals in ein rechtes und ein linkes Gefäß. Von diesen Gefäßen nehmen auch die Mundlappenarterien ihren Ursprung (Art. tentaculares, Fig. 1 *art.tent.*)

Die hintere Aorta entspringt aus dem Herzen an der Ventralseite des Darmes und führt ein Stück unter dem Enddarm (*ed*) entlang. Auch sie teilt sich in zwei gleichstarke Gefäße, die lateral des

Darmes durch den Spalt der hinteren Retractoren (*retr.post.*) verlaufen, sich dann nach oben biegen und ihren Weg über den hinteren Schließmuskel (*add.post.*) hinweg nehmen. An dieser Stelle befinden sie sich schon in den beiden hinteren Mantellappen. Auf ihrem weiteren Ver-

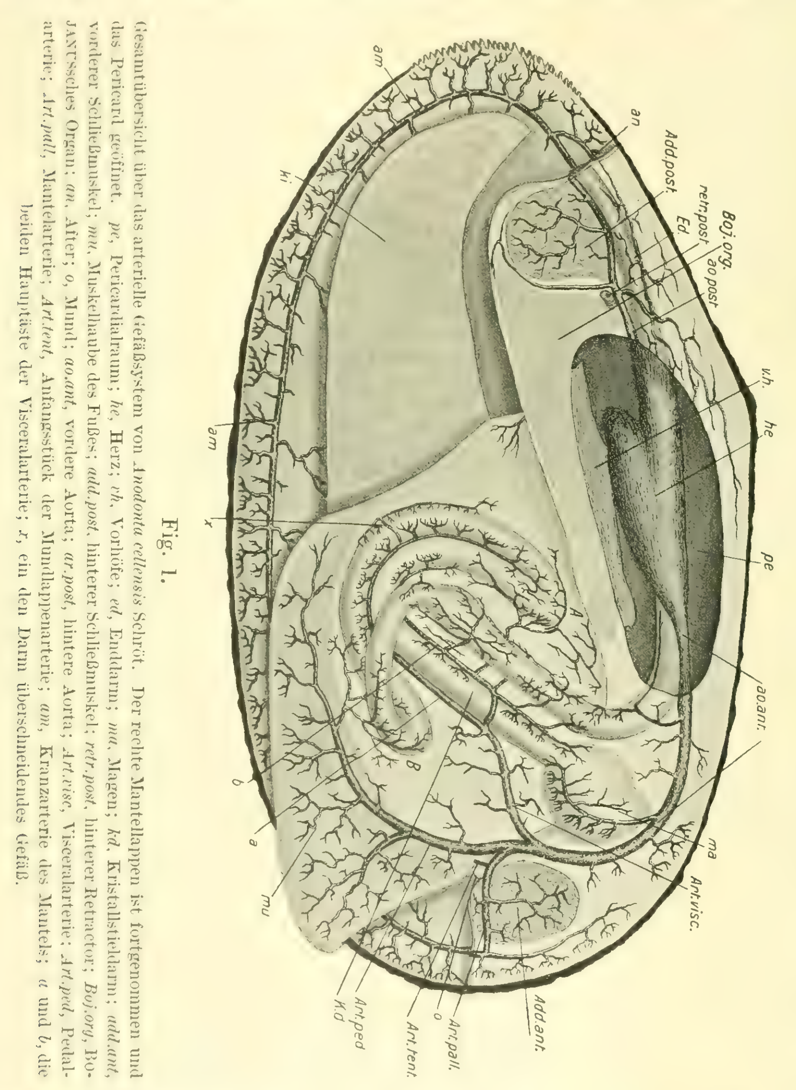


Fig. 1.

Gesamtübersicht über das arterielle Gefäßsystem von *Anodonta cellensis* Schröt. Der rechte Mantellappen ist fortgenommen und das Pericard geöffnet. *pe*, Pericardialraum; *he*, Herz; *vh*, Vorhöfe; *ed*, Enddarm; *ma*, Magen; *kd*, Kristallstieldarm; *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *mu*, Muskelhaube des Fußes; *add.post*, hinterer Schließmuskel; *retr.post*, hinterer Retractor; *Boj.org*, Bojanussches Organ; *an*, After; *o*, Mund; *ao.ant*, vordere Aorta; *ar.post*, hintere Aorta; *Art.visc*, Visceralarterie; *Art.ped*, Pedalarterie; *Art.pall*, Mantelarterie; *Art.tent*, Anfangsstück der Mundlappenarterie; *am*, Kranzarterie des Mantels; *a* und *b*, die beiden Hauptäste der Visceralarterie; *x*, ein den Darm überschneidendes Gefäß.

laufe am Mantelrande entlang vereinigen sie sich mit den aus der vorderen Aorta stammenden Mantelarterien und bilden so das »Kranzgefäß« des Mantels, die Art. coronaria pallii (*a.m.*).

Die so durch die beiden Aorten in den Körper überführte Blut-

flüssigkeit wird nun von den Lacunen aufgenommen, endothellosen miteinander anastomosierenden Bluträumen, aus denen sie von den Venen zurückgeleitet wird. Diese vereinigen sich in der Gegend der obersten Darmschlinge und bilden ein median unter dem Pericardialraum zwischen dem rechten und linken BOJANUSschen Organ liegendes großes Sammelrohr, den Sinus venosus. Aus diesem, an seinem vorderen Ende durch die bekannte KEBERsche Klappe, an seinem hinteren Ende durch lacunäres Bindegewebe geschlossenen Gefäß, strömt der größere Teil des Blutes durch viele kleine Öffnungen in die Lacunen des BOJANUSschen Organs, das ja die Funktion einer Niere hat. Es sammelt sich wieder in den zuführenden Kiemengefäßen (Art. branchiales), um durch eine Reihe kleinerer Gefäße in die Kiemen verteilt zu werden. Nach erfolgter Sauerstoffaufnahme sammelt sich die Blutflüssigkeit wiederum in größeren Gefäßen, den Kiemenvenen (Ven. branchiales) und gelangt aus diesen in die Vorhöfe des Herzens, so daß jetzt der Kreislauf von neuem beginnen kann.

Wenn dieser eben geschilderte Kreislauf auch von der Hauptmenge des Blutes eingeschlagen wird, so existieren jedoch noch zwei Modifikationen, oder, wenn man so sagen darf, zwei Abkürzungen dieses Weges. Einmal wird das Blut, das durch die Mantelarterien in den centralen Teil des Mantels gelangt, direkt wieder in den Vorhof geleitet, also unter Umgehung des BOJANUSschen Organs und der Kiemen, und zweitens tritt ein kleinerer Teil der Blutflüssigkeit aus dem Sinus venosus durch die obere Wand der Vorhöfe des BOJANUSschen Organs unter Umgehung der Kiemen direkt in den Vorhof über. Das Herz führt also kein rein arterielles Blut, sondern gemischtes Blut. Weshalb diese eigentümlichen Abweichungen von dem eigentlichen Kreislauf nötig sind, wird weiter unten in dem Abschnitt über Schwellung des Fußes zur Sprache kommen. Ebenso wird dort ein dritter, aber unbedeutender Nebenkreislauf erwähnt werden.

IV. Das arterielle Gefäßsystem.

A. Gefäße im Bereich der vorderen Aorta (Aorta anterior).

1. Lage von Herz, Vorhöfen, Aorten und Enddarm im Pericard.

Ehe wir zur eingehenderen Beschreibung der einzelnen Teile des Gefäßsystems übergehen, müssen noch einige Worte gesagt werden über die Lage des Herzens, der Vorhöfe, der Aorten und des Enddarmes im Pericard.

Trotzdem das Herz nicht in dieser Arbeit behandelt werden soll, ist es doch unbedingt notwendig, seinen Bau und seine Lage wenig-

stems in groben Zügen zu schildern und zwar nicht nur, weil es ein Teil des Gefäßsystems ist, sondern auch wegen seiner genaueren Abgrenzung von den Aorten. Wie schon gesagt, wird das Herz von *Anodonta* vom Enddarm durchbohrt und zwar derart, daß der Darm vorn ventral eintritt, durch das Herz hindurchzieht und hinten dorsal wieder heraustritt, also eine gegen die Horizontalebene geneigte Lage hat. Diesem Verlauf des Darmes im Herzen entspricht auch sein Verlauf durch den Pericardialraum.

Befindet sich der Ventrikel in Diastole, so erkennt man leicht, daß seine Form von oben gesehen die eines gleichschenkeligen Dreiecks ist, dessen Spitze nach vorn zu gerichtet ist. Ventralwärts stülpen sich die zwei Basalecken des Dreiecks ein wenig aus. Diese beiden Ventrikelzipfel sind auch in der Systole deutlich zu erkennen. Seitlich, etwas nach der Ventralseite verschoben, setzen sich rechts und links die beiden Vorhöfe an. Sie erscheinen als dünne, durchscheinende Säckchen von etwa trapezoëdrischer Form und sind mit ihrer breiten Basis an der Wand des Pericardialraumes angeheftet.

Die Form und die Ausdehnung des Herzens und seiner Vorhöfe ist je nach dem Stadium der Kontraktion sehr verschieden. Indessen geben die Abbildungen, wie sie bisher in den verschiedensten Arbeiten und Lehrbüchern erschienen sind, keinen richtigen Begriff davon. Sie alle stellen nur den Zustand des Herzens nach dem Tode dar und nicht, wie dies der Fall sein sollte, während des Lebens. Auch die kräftigste Systole zeigt nie ein derartiges Bild wie uns der geöffnete Pericardialraum einer toten Muschel darbietet. Schon Willem und Minne wiesen auf diesen Punkt hin, wie auch sie die erste richtige bildliche Darstellung der betreffenden Verhältnisse geben. Über die Ausdehnung des Ventrikels und der Atrien im Pericardialraum findet sich bei den genannten Autoren folgende Bemerkung: «Ce qu'il importe de remarquer c'est que, durant la pulsation cardiaque, il y a balancement entre les volumes respectivs du ventricule et des oreillettes, de telle manière que ces trois organes remplissent constamment la cavité péricardique», ein Umstand, der ebenfalls bis dahin noch nicht genügend betont wurde, den ich aber vollständig bestätigen kann.

Öffnet man den Ventrikel von der Rückseite her und nimmt den frei darinliegenden Darm heraus, so stellt sich das Innere als ein vielverzweigtes Netz von Muskelfasern dar. Ungefähr in der Mitte der Längserstreckung des Herzens fallen in diesem Geflecht sofort zwei rechts und links von der Mittellinie liegende ovale, fast kreisförmige Gruben auf. Von der Basis dieser Gruben erheben sich zwei

durchsichtige lippenförmige Membranen: die Atrioventricularklappen. Diese Klappen bilden in ihrer Längserstreckung mit der Medianlinie einen nach hinten geöffneten spitzen Winkel. Ihre Länge beträgt ungefähr ein Fünftel von der des ganzen Ventrikels, wenn dieser vom Eintritt bis zum Austritt des Darmes gemessen wird. Da die genaueren Verhältnisse des Herzens in einem andern Zusammenhange zurzeit im hiesigen Institut bearbeitet werden, so kann es hier nicht meine Aufgabe sein, auf alle Einzelheiten einzugehen. Indessen muß ich doch wohl der Verteilung der Muskulatur im großen und ganzen noch einige Worte widmen. Wir können zwei große Muskelsysteme unterscheiden, ein sich von vorn nach hinten und ein sich von rechts nach links erstreckendes. Zwischen beiden Richtungen existieren natürlich auch alle Übergänge, also diagonal gerichtete Muskelbündel. Jedoch heben sich die beiden genannten Systeme besonders markant heraus. Die Muskeln des longitudinalen Systems sind einerseits ventralwärts der Austrittsstelle des Darmes, anderseits ein Stück hinter den Klappen angeheftet. Sie durchziehen frei das Lumen des Herzens, um sich vor den Klappengruben fächerförmig auszubreiten. Das System der transversal verlaufenden Muskelbündel sitzt mit ebenfalls breiter Basis den Seitenwänden des Ventrikels auf, verschmälert sich, um die Gruben der Atrioventricularklappen frei zu lassen. Es bildet mit den longitudinalen Muskeln ein dichtes Geflecht von Muskelfasern. Wie schon Bergh hervorhob, durchziehen die meisten Muskelbündel frei, ohne Epithelumhüllung, den Ventrikel.

Im Gegensatz zur Herzkammer, die wegen ihrer starken Muskulatur nur in der Diastole durchscheinend wird, gleichen die Vorhöfe auch in der Systole dünnen Säckchen, da sie im Verhältnis nur wenig Muskeln besitzen. Im Innern befinden sich an ihrer Basis eine Reihe von Öffnungen verschiedener Größe, die in die Kiemenvenen führen.

Noch im Pericardialraum sondert sich deutlich, wie auch schon die Abbildungen von Willem erkennen lassen, die vordere Aorta vom Ventrikel ab und liegt dorsal dem Enddarm auf. Daß wir es hier schon mit der Aorta und nicht mehr mit einem Zipfel des Herzens etwa zu tun haben, ergibt sich schon daraus, daß die Kontraktionsbewegungen des Ventrikels nur bis zu dem Punkte vorwärts schreiten, wo das Herzlumen den Darm noch vollständig umschließt. Die Grenz- und Anheftungslinie zwischen Gefäß und Darm verläuft an dieser Stelle schräg nach oben und vorn am Darmkanal empor, so daß schließlich dorsal vom Darm ein im Querschnitt convex-concaves bis ovales Gefäß entlang zieht. Die vordere Aorta sondert sich also noch im

Pericard deutlich vom Herzen ab. Bei ihrem Austritt aus dem Herzbeutel bildet die Aorta eine kleine Anschwellung, deren größter Durchmesser genau an der Durchtrittsstelle liegt. In dieser sinuösen Ausweitung liegt die vordere Aortenklappe.

Im Gegensatz zur vorderen Aorta fällt bei der hinteren Aorta Austrittsstelle aus dem Herzen und Austrittsstelle aus dem Pericard nahezu zusammen. Da diese Verhältnisse jedoch eng mit dem Bau der hinteren Aortenklappe zusammenhängen, so soll auf sie erst bei deren Beschreibung eingegangen werden.

2. Die vordere Aortenklappe.

Die Existenz von Klappen an den Aorten der Lamellibranchiaten ist zum erstenmal von Garner behauptet worden, der sie bei Pecten nachwies. Jedoch beschränkt er sich auf die wenigen Worte: "Valves also exist at the origin of the aortae", ohne auf Zahl und Form näher einzugehen. Seine Angaben wurden bestätigt wenige Jahre später durch Deshayes, der sie bei *Teredo* feststellte. Auch die schöne Arbeit von Sabatier über *Mytilus* stellt halbmondförmige Klappen und zwar mehrere dicht an der Ursprungsstelle der Aorta fest. Dogiel beschreibt die betreffenden Verhältnisse bei *Pecten maximus* folgendermaßen: »Aus dem Ventrikel entspringt in der Richtung zur Leber und zum Magen ein großes Gefäß (vordere Aorta), das sich in drei Zweige teilt. Von der andern Seite entspringt aus demselben Ventrikel in entgegengesetzter Richtung parallel dem Mastdarm ein zweites Gefäß (hintere Aorta). In der Nähe der Ursprungsstelle der beiden Gefäße bemerkt man Sphincteren, die aus ringförmig angeordneten muskulösen Elementen bestehen, und deren Kontraktion die Gefäßlumina zum Verschwinden bringt.« Diesen immerhin mehr gelegentlichen Beobachtungen folgen nun eingehendere von Rankin, Ménégaux und Grobben. Rankin kannte schon den Bau und die Form der vorderen Aortenklappe ziemlich genau, wie aus folgenden Worten hervorgeht: »Ungefähr an der Anfangsstelle der vorderen Aorta befindet sich eine Taschenklappe, welche das Blut vom, aber nicht zum Herzen strömen läßt. Vor dieser Klappe ist eine Erweiterung der Aorta, welche eine Art Sinus bildet.« Zu ganz ähnlichen Feststellungen kommt auch Ménégaux, der die Klappe bei *Avicula*, *Pinna*, *Arca*, *Pectunculus*, *Pecten*, *Ostrea*, *Chama*, *Teredo*, *Lithodomus* an der vorderen Aorta fand, und zwar ebenfalls an einer sinusartigen Anschwellung. Die genaueste Darstellung liefert jedoch Grobben, mit dessen Angaben sich meine Beobachtungen vollkommen decken.

Wie schon die älteren Autoren fanden, bildet die vordere Aorta an der Stelle, wo der Enddarm in einem Bogen in den Pericardialraum eintritt, eine, wie sich GROBBEN ausdrückt, bulböse Anschwellung (Fig. 2). Ihr größter Durchmesser fällt mit der Begrenzung des Pericards zusammen. Öffnet man diesen »Sinus« von der Dorsalseite her, so erkennt man an seiner Basis eine dünne, durchsichtige Membran. Diese ist an ihrem hinteren Ende an der Ventralseite der Aorta angeheftet und steigt, an den Seitenwänden befestigt, allmählich

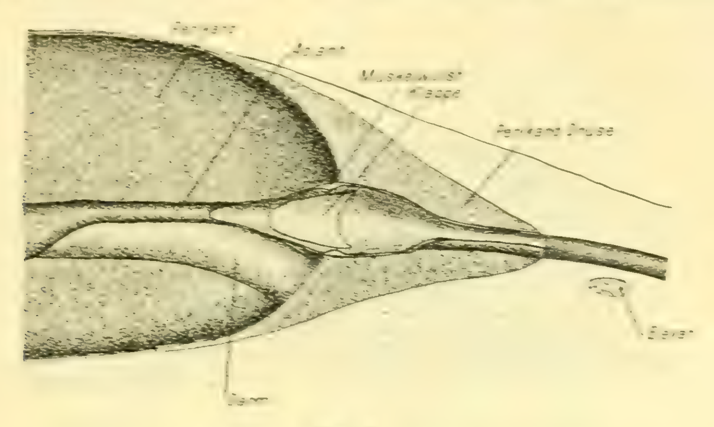


Fig. 2.

Vordere Aortenklappe von der Dorsalseite her geöffnet. A. ant. vordere Aorta. Klappe Membran als Klappe funktionierend. Elevat. Elevator des Fußes.

nach vorn zu in die Höhe. An ihrem freien Vorderrand ist sie etwas nach hinten zu eingebuchtet. Diese Befestigungsweise der Klappe zeigt sofort, daß sie dazu bestimmt ist, Rückströmungen des Blutes in das Herz wie sie bei heftigen Kontraktionen des Fußes leicht eintreten könnten, zu verhindern. Unterstützt wird die Klappe in ihrer Wirkung noch durch an der Dorsalseite querverlaufende Muskelfasern, die im Längsschnittt als Muskelwulst sichtbar werden, und bei ihrer Kontraktion die obere Aortenwand gegen den freien Rand der Semilunarklappe andrücken. Dieser Muskelwulst ist ebenfalls zuerst von GROBBEN bemerkt worden, während ihn die früheren Beobachter (RANKIN, MENEGAUX) übersahen.

3. Der große Aortenbogen.

Noch in der bulbösen Anschwellung befinden sich eine Reihe von Öffnungen, die in kleine Gefäße führen; sie dienen dazu das umliegende Bindegewebe und einen Teil des rotbraunen Organes, GROBBENS

Pericardialdrüse, mit Blut zu versorgen. Rankin gibt ihre Zahl auf sieben an, doch wechselt sie stark. Konstanter dagegen ist ein von den übrigen sich schon durch seine Größe hervorhebender Ast, der an die obere Darmschlinge tritt. Zwar wechselt auch er seine Ansatzstelle, wie schon Langer hervorhob, so daß er bald rechts, bald links, bald weiter vor, bald zurück seinen Ursprung nimmt. In Fig. 3 zweigt er an der linken Seite der Aorta ab und verläuft in leicht geschwungenem Bogen bis an die innere Concavseite des Darmes. Während bis zu dieser

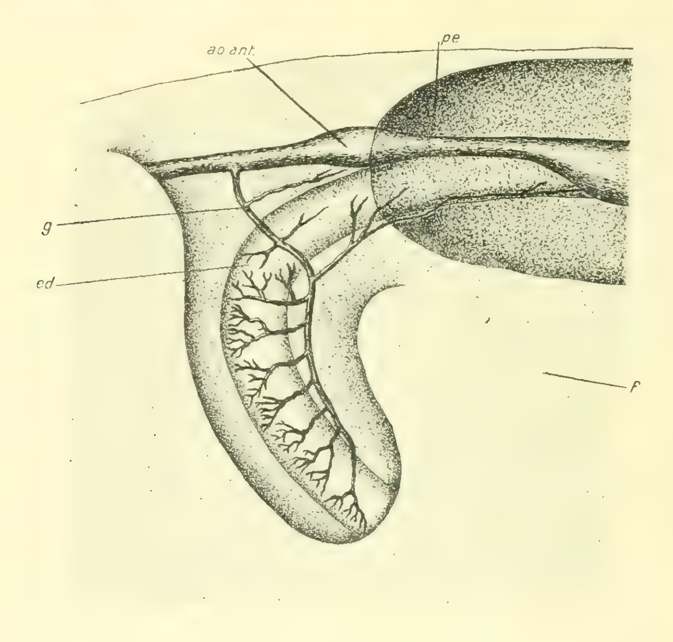


Fig. 3.
Gefäßverteilung an der beim Übertritt des Darmes aus dem Fuß in den Pericardialraum hinein gebildeten Darmschlinge. *Ao.ant*, vordere Aorta; *pe*, Pericardialraum; *ed*, Enddarm; *f*, Fuß; *g*, Gefäß an den Enddarm.

Stelle nur einige kleine, besonders das Bindegewebe versorgende Äste abgegeben sind, sendet er jetzt ein stärkeres Gefäß an der ventralen Seite nach rückwärts. Dieses tritt bald in die Typhlosolis ein und ist in dieser bei gut gelungenen Injektionen bis ins Herz hinein zu verfolgen. Querschnitte durch das Herz, besonders durch dessen vorderen Teil, lassen dies Gefäß in der Typhlosolis deutlich erkennen. Die Hauptmenge des Blutes strömt jedoch weiter nach unten und verteilt sich in sechs bis acht Ästen an den Darm.

Im weiteren Verlauf des Aortenbogens sondert sich nach beiden

Seiten eine Reihe von größeren und kleineren Gefäßen ab, die an verschiedene Organe herantreten, wie Leber, Magen und Mantelrand.

Das auffälligste von diesen Gefäßen ist die Magenarterie (Fig. 4 *a*). Sie zweigt sich konstant an der innersten Stelle des concaven Aortenbogens ab und verläuft auf der hier bis dicht an die Oberfläche reichenden Magenwand (Fig. 5). Ähnlich wie die Aorta bildet sie einen nach vorn zu convexen Bogen. Ihre Hauptverästelungen befinden sich nach auswärts, wenn auch einige wenige Gefäße an der Innenseite

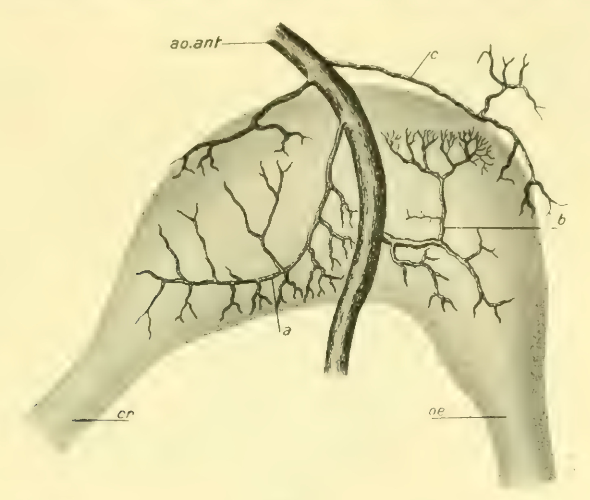


Fig. 4.

Gefäßverteilung am Magen, dieser ist schräg von vorn gesehen und das Bindegewebe der Rückseite hochgezogen gedacht. *Ao ant*, vordere Aorta; *a*, Hauptblutgefäß des Magens; *b*, dendritisch verzweigtes vorderes Magengefäß;*c*, Gefäß der Rückseite des Magens; *oe*, Oesophagus; *cr*, Kristallstieldarm.

sich bilden, um sich teilweise in der Mitteldarmdrüse zu verlieren. Daß die kleineren Seitengefäße dieser Magenarterie, wie sich Langer ausdrückt, sich dichotomisch zerteilen, ist durchaus nicht immer der Fall, wenn auch sehr häufig. Ist ihre Form so, wie Fig. 4 *a* angibt, dann ist allerdings eins oder mehrere der drei andern auf dieser Abbildung sichtbaren Magengefäße dichotomisch verästelt, in diesem Falle die rechte untere *b*.

Außer den soeben beschriebenen Magenarterien *a* und *b* treten jedoch noch einige andre kleinere Arterienästchen an dieses Organ heran, so daß zusammen ihre Zahl etwa vier bis fünf beträgt. Dieses Zahlenverhältnis ist jedoch schwankend. Die Bildung und Verzweigung der Magenarterien steht in engem Zusammenhange mit dem morphologischen Bau des Magens selbst. Um die Gefäße nicht zu sehr

zu verletzen, ist von einer genaueren Freilegung der äußeren Form des Magens Abstand genommen, das Bindegewebe also besonders in den Falten nicht entfernt worden. Soviel ist jedoch schon aus einem Vergleich dieser Fig. 4 mit den Fig. 3 und 4 der Gutheilschen Arbeit ersichtlich, daß die große dorsale Magenfalte durch die Arterien *b* und *c* mit Blut versorgt wird.

Zur Erklärung von Fig. 4 wäre vielleicht noch hinzuzufügen, daß der mit *c* bezeichnete Zweig in seiner Haupterstreckung sich eigentlich

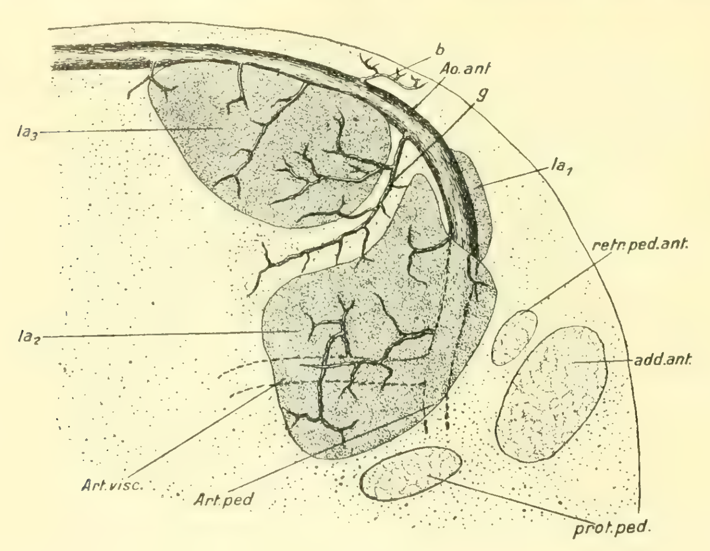


Fig. 5.

Die Arterien der Mitteldarmdrüse, von rechts gesehen. *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *prot.ped*, Protractor des Fußes; *retr.ped.ant*, Retractor des Fußes; la_1, la_2, la_3, die drei Leberlappen; *ao.ant*, vordere Aorta; *art visc.*, Visceralarterie; *art.ped*, vereinigte Fuß und Mantelarterie; *b*, Mantelrandarterie; *g*, Hauptmagengefäß.

auf der linken, also dem Beschauer abgewandten Seite des Magens befindet, und deshalb das den Magen umgebende Bindegewebe der Rückseite als hochgezogen zu denken ist, um dies Gefäß sichtbar zu machen. Auf die weitere Verteilung der arteriellen Gefäße in der Magenwand soll weiter unten genauer eingegangen werden.

Die Leber, oder besser gesagt, die Mitteldarmdrüse von *Anodonta* setzt sich nach Gutheil aus drei Teilen zusammen, deren Anordnung Fig. 5 und 6 zeigen. Auf der rechten Seite (Fig. 5) existiert demnach ventral vom Magen ein größerer Leberlappen (la_2) dorsal ein weiterer (la_3). Der dritte Leberlappen greift dagegen nur mit einem kleinen Teil (la_1) über die Medianlinie herüber, ist dagegen in seiner Haupt-

ausdehnung in Fig. 6 la_1 deutlich zu erkennen. Indessen gehört der obere Teil der auf dieser Figur anscheinend einheitlichen Lebermasse dem mit la_3 bezeichneten Lappen an. Die Trennung dieser drei Lappen dokumentiert sich nach GUTHEIL schon durch die drei Leberöffnungen, durch die sie, voneinander getrennt, ihr Secret in den Magen hinein entleeren.

Der dorsale Leberlappen la_3 wird nun ausschließlich mit Gefäßen des Aortenstammes selbst versorgt. Besonders auf der linken Seite

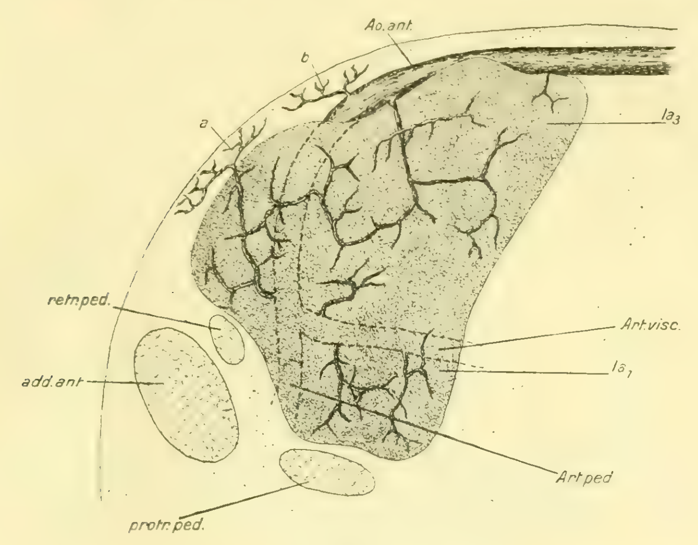


Fig. 6.

Die Arterien der Mitteldarmdrüse von links gesehen. Bezeichnungen wie bei Fig. 5. Dazu *a*, kleines Gefäß, das nach Durchqueren der Leber sich im Mantelrand verteilt.

(Fig. 6) entwickelt sich häufig eine größere Arterie. Der ventrale Teil der Mitteldarmdrüse (la_2) wird sowohl von der Aorta als auch von der Visceralarterie mit Blut versehen. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch der größte Leberlappen la_1. Auf Schnitten sowohl als auch bei gut gelungenen Injektionen läßt sich ein äußerst dichtes Lacunensystem feststellen, in das sich das Blut aus den Arterien ergießt. Bei der Beschreibung der Lebervenen werden wir hierauf noch zu sprechen kommen.

Erwähnenswert wäre noch, daß häufig einige der kleinen Leberarterien aus diesem Organ heraustreten und sich im vorderen Mantelrand verbreiten (*a*). Auch schon oberhalb der Leber können in den Mantelrand Abzweigungen der Aorta eintreten. Ihre Form wie ihre Zahl ist jedoch sehr variabel.

4. Die Visceralarterie (Art. visceralis).

Nachdem ich schon oben in dem Abschnitt über die allgemeine Topographie des Gefäßsystems einige Worte über die bisher üblichen Abbildungen des Darmkanals von *Anodonta* gesagt habe, möchte ich erst hier eine für das Verständnis des Verlaufs der Visceralarterie unbedingt notwendige Beschreibung des Darmes geben.

Unter dem vorderen Schließmuskel befindet sich als ein querovaler Spalt die Mundöffnung. Von ihr steigt ziemlich steil nach oben der Oesophagus, um sich nach kurzem Laufe zum Magen zu erweitern. Fast im rechten Winkel zum Verlauf des Oesophagus verläßt nun der Anfangsdarm, seiner Nebenfunktion nach auch Kristallstieldarm genannt, den Magen. Er biegt jedoch bald nach oben um und erreicht fast wieder die Höhe des Magens. An dieser mit *A* bezeichneten Stelle befindet sich ein scharfer Knick, von dem ab sein Verlauf nahezu entgegengesetzt wird. Als Dünndarm bezeichnet, erstreckt sich er sich bis ungefähr ventralwärts des unteren Leberlappens, um mittels einer Überschneidung bei *B* noch einmal rückläufig zu werden und den Kristallstieldarm zu überkreuzen. Gleich hinter diesem Kreuzungspunkt beginnt mit einer Verdickung der Enddarm. Allmählich wieder in die normale Größe des Darmes übergehend, verläuft er anfangs dem Kristallstieldarm parallel, biegt dann aber etwas oberhalb des Magens fast rechtwinklig um. Jetzt durchbohrt er Pericardialraum und Herz und endet, etwas dorsal auf der Rückseite des hinteren Adductors mittels einer Papille.

Dieser Verlauf des Darmes ist, wie auch schon oben gesagt, als durchaus konstant zu bezeichnen und weder GUTHEIL noch ich konnten jemals eine von dieser Norm abweichende Ausbildung finden. Ganz besonders hat sich auch bei jedem Exemplar die Überschneidung bei *B* und das Fehlen einer solchen bei *A* immer feststellen lassen.

Die Teilung der vorderen Aorta geschieht unterhalb des Magens, aber noch über dem Oesophagus. Während die vereinigte Fuß- und Mantelarterie die ursprüngliche Richtung beibehält, verläuft die Visceralarterie ventral des Magens ziemlich wagerecht nach hinten, also senkrecht zur Aorta (Fig. 1, 7 und 8).

Am Anfangsteil des Kristallstieldarmes biegt sie diesem parallel nach unten um. Gleich darauf tritt eine Teilung ein in zwei ziemlich gleichstarke Äste, deren einen man als die direkte Fortsetzung der ursprünglichen Visceralarterie bezeichnen kann (*a*), während der andre

(*b*) über den Darm hinweg und auf dessen dorsaler Seite dem Gefäß *a* parallel entlang zieht.

Diese Teilung und die daraus resultierenden Gefäße sind noch als konstant anzusehen, während von jetzt ab wechselnde Verhältnisse

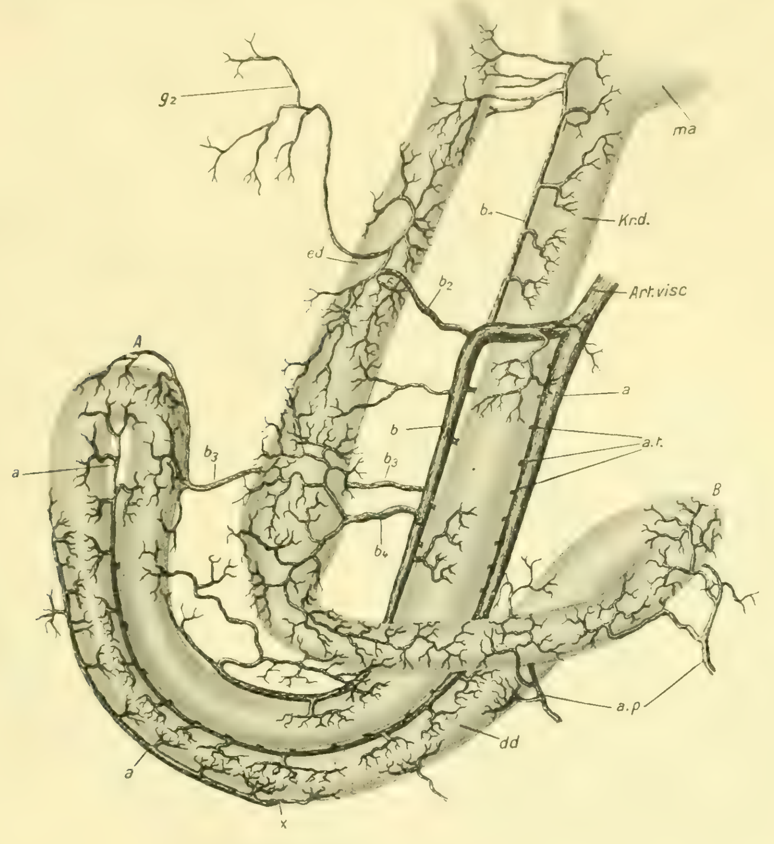


Fig. 7.

Gefäßverteilung am Darmkanal vom Magen bis zu seinem Eintritt ins Pericard. *ma*, Magen, *krd*, Kristallstieldarm; *dd*, Dünndarm; *ed*, Enddarm; *art.visc*, Visceralarterie; *a* und *b*, die Endäste der Visceralarterie; b_1–b_4, Seitengefäße von *b*, a_1 von *a*; *X*, das Verbindungsglied zwischen a_1 und *a*; *at*, kleine, sich in der Typhlosolis verteilende Gefäße; *a.p*, kleine Arterien, die aus der Art. pedalis entspringen (in Fig. 8 *ad*); *g*, Gefäße für Geschlechtsorgane.

eintreten. Um auch nur einen ungefähren Begriff von der Variationsbreite dieser Gefäßverteilung geben zu können, erschien es zweckentsprechend, mehrere Abbildungen dazu heranzuziehen. Außer den beiden speziell den Strombezirk der Visceralarterie darstellenden Fig. 7 und 8 diene hierzu auch noch die Übersichtsfig. 1.

Vor der Gabelung zweigen sich außer den schon genannten Leberarterien noch einige andre Gefäße (*g*) ab, die die Geschlechtsdrüsen mit Blut zu versehen haben. Diese kleinen Gefäße sind bei guten Injektionen in ihren Ausläufern sehr häufig an der Oberfläche des Fußes sichtbar, wie auch LANGER schon gefunden hatte. Auch an den Anfangsteil des Kristallstieldarmes können einige kleinere Gefäße herantreten.

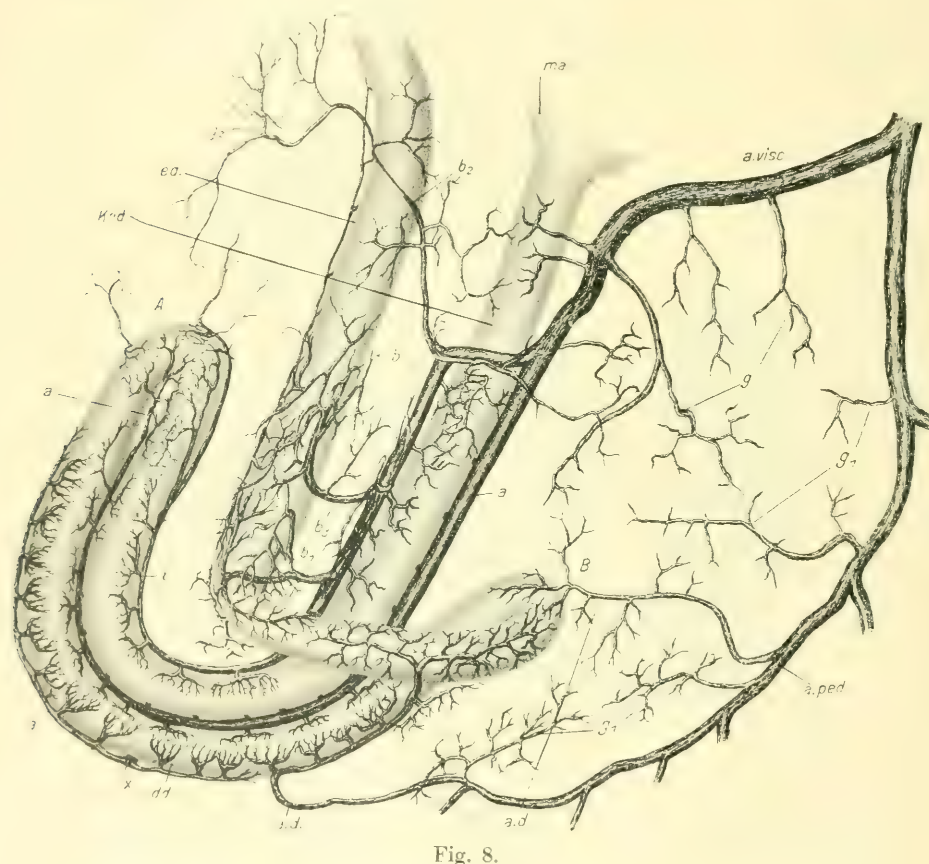


Fig. 8.
Wie Fig. 7.

Nach der Teilung läuft der mit *a* bezeichnete Hauptast der Art. visceralis an der Ventralseite des Kristallstieldarmes entlang bis zu jenem scharfen Knick *A*, wo der Dünndarm beginnt. Diese Arterie ist indessen bei normal gelagertem Darm nicht sichtbar, sondern die Schlingen müssen ziemlich stark auseinandergezogen werden, Verhältnisse, wie sie auch die Fig. 1, 7 und 8 zeigen. Nur so sind auch

die Abzweigungsstellen einer großen Anzahl von kleineren Arterien (*a.t.*) erkennbar, die sich in seltsamer aber immer wiederkehrender charakteristischer Weise in der Typhlosolis des Kristallstieldarmes verästeln. Da diese äußerst interessanten Verhältnisse jedoch in einem besonderen Abschnitt behandelt werden sollen, will ich hier nicht näher darauf eingehen. Auch nach der andern Seite hin werden an den Dünndarm viele kleinere Gefäße abgegeben, die in ihrer feineren Verästelung ein recht zierliches Bild zeigen. Dem Mangel einer Typhlosolis am Dünndarm entsprechend, sind diese Nebenarterien jedoch schon an der Oberfläche des Darmes zu erkennen. Außerdem zweigt sich von dieser Arterie (a) ein größeres Gefäß (a_1) ab, welches einen Teil des Dünndarmes von der ventralen Seite her mit arteriellem Blut versieht. Die Art und Weise dieser Abzweigung ist wiederum nicht konstant. Das mit X bezeichnete Verbindungsstück kann sowohl über (Fig. 1) als auch unter dem Darm liegen (Fig. 7 u. 8). Das erste Verhalten wurde von Langer als das normale angegeben und scheint es auch in den meisten Fällen zu sein. Die Gefäße für den Dünndarm an seiner Überschneidungsstelle gehen von der Pedalarterie aus, weshalb ihre Beschreibung am besten wohl auch mit einer Beschreibung dieses Gefäßes verknüpft werden kann.

Der andre, bei der Teilung der Visceralarterie entstandene große Ast b entsendet sofort nach dem Wiederumbiegen in die ursprüngliche Richtung in den meisten Fällen ein Gefäß in der Richtung auf den Magen zu (b_1 in Fig. 1 u. 7). Die Verteilung auf dem Kristallstieldarm geschieht wieder in der schon vom Dünndarm her bekannten zierlichen Weise. Weiterhin zweigen sich noch eine Reihe von Gefäßen für den Enddarm ab. An der Umbiegungsstelle des größeren Gefäßes b bildet sich nahe dem Ursprung von b_1 ziemlich konstant ein zweites Gefäß b_2, das zum Enddarm hinführt (Fig. 1 u. 7). Diese beiden eben genannten Darmarterien stehen nun in einem derartigen Verhältnis zueinander, daß eines ganz oder teilweise obliterieren kann, seine Funktion aber dann von dem andern mit übernommen wird. Von den drei Abbildungen zeigt Fig. 7 ungefähr gleichstarke Ausbildung der beiden Arterien, Fig. 1 ein teilweises Obliterieren von b_2 und Fig. 8 ein Verschmelzen von b_1 und b_2 zu einem gemeinsamen Gefäß. Größere Ausläufer von b_1 verteilen sich häufig noch in dem oberen Teil der Geschlechtsorgane (g_2).

Das dritte, sich von der stärkeren Arterie b abzweigende Gefäß b_3 hat einen ganz eigenartigen Verlauf. Es unterkreuzt nämlich den Enddarm, ohne im allgemeinen Seitenäste an diesen abzugeben, und

strebt der Schlinge A des Darmkanales zu. Hier erst tritt eine ausgiebige Zerteilung ein, wobei auch die angrenzenden Gewebe der Gonaden versehen werden. Dieser Fall tritt besonders dann ein, wenn das Gefäß b_2 seinen Strombezirk nicht weit genug ausgedehnt hat, wie es z. B. Fig. 1 zeigt. Entstehen jedoch bei der Unterkreuzung des Enddarmes kleine Arterien, so führen sie nur in die hier dorsal des Darmes liegende Typhlosolis (Fig. 1). Daß der eben geschilderte Verlauf von b_3 nicht immer einzutreten braucht, zeigt Fig. 8. Bei diesem Tier versorgte das Gefäß b_3 lediglich den Anfangsteil des Enddarmes. Der Übergang vom Kristallstieldarm in den Dünndarm ist in den Strombezirk der Stammarterie b eingezogen worden. Die Ursache für diese Erscheinung ist wohl in dem schon oben erwähnten Verschmelzen der Gefäße b_1 und b_2 zu suchen, wodurch eine verminderte Blutzufuhr zum Enddarm hervorgerufen werden mußte.

Als letztes, verhältnismäßig konstantes Gefäß wäre schließlich noch die Arterie b_4 zu nennen, deren Verzweigungen den verdickten Anfangsteil des Enddarmes umspinnen. Unterstützt wird sie hierin noch von Ausläufern der Hauptarterie b. Diese verteilen sich besonders an der dorsalen Seite, greifen jedoch manchmal, wie gesagt, auch noch auf das Endstück des Dünndarmes über.

Aus dieser Darstellung ist also schon mit aller Deutlichkeit zu ersehen, daß von einer einigermaßen konstanten normalen Ausbildung des Blutgefäßsystems am Darm von *Anodonta* kaum gesprochen werden kann, daß daher die Bezeichnung jeder Abbildung eines solchen Präparates eigentlich nicht »Blutgefäßsystem von *Anodonta*«, sondern »Blutgefäßsystem einer *Anodonta*« lauten müßte. In noch stärkerem Maße tritt diese Erscheinung der Variabilität der Gefäße, wie wir noch sehen werden, im Strombezirk der hinteren Aorta auf. Dafür, daß diese immerhin beträchtliche Inkonstanz auf eine Differenzierung in männliche und weibliche Tiere zurückgeführt werden könnte, habe ich irgendwelche Anhaltspunkte nicht gefunden.

5. Vereinigte Fuß- und Mantelarterie (Art. pedalis et pallialis communis).

Mit dem Namen der gemeinsamen Fuß- und Mantelarterie bezeichnet man das andre aus der Teilung der vorderen Aorta hervorgehende Hauptgefäß. Während die Visceralarterie rechtwinklig abzweigt, behält diese Arterie die ursprüngliche Richtung bei (Fig. 12). Jedoch schon nach verhältnismäßig kurzem Laufe, während welchem mehrere kleine Seitengefäße sich abzweigen und in den vorderen Retractor eintreten, tritt abermals eine Teilung ein. Wie schon der Name

sagt, entstehen hierbei die Fußarterie und die Mantelarterien, Art. pedalis und Art. palliales. Wegen des engen Zusammenhanges ihres Strombezirkes mit dem der Visceralarterie soll hier zuerst auf die Arteria pedalis näher eingegangen werden.

a. Die Fußarterie (Art. pedalis).

Der Verlauf dieses für die Schwellung des Fußes und damit für die Bewegung der Muscheln so außerordentlich wichtigen Gefäßastes ist ein ziemlich einfacher. Anfänglich noch ganz in der ursprünglichen Richtung der Aorta, nimmt erst nach Erreichung des muskulösen Teiles des Fußes ihr Verlauf die Gestalt eines nach unten convexen Bogens an, der allmählich wieder in die Horizontale übergeht. Trotzdem die Pedalarterie in ihrem Verlauf genau parallel der Grenzlinie zwischen Muskelhaube und Eingeweidesack liegt, befindet sie sich doch ausschließlich immer in dem muskulösen Teil des Fußes. Erklärlich wird dieses Verhalten wohl durch die wichtige Funktion des betreffenden Gefäßes bei der Schwellung. Nach der Fußkante zu, also distalwärts, entwickeln sich mehrere größere Seitengefäße. In ihrer Ausdehnung und Zahl ziemlich stark variabel, sind sie die Ursache für die außerordentlich starke Durchblutung des eigentlichen Fußes. Eins dieser Gefäße hebt sich indessen durch seine Konstanz wie auch durch seine Größe aus der Zahl der übrigen heraus. Es entspringt an der am weitesten nach außen gerichteten Stelle des convexen Bogens (Fig. 9 *a*), und läßt sich bis in die äußerste Fußspitze hinein verfolgen. Schließlich verliert sich auch das Hauptgefäß selbst in dem hinteren Zipfel der Muskelhaube vollständig.

Eine eigenartige, ziemlich weitgehende Übereinstimmung in der äußeren Form zeigt sich bei einem Vergleich des Verlaufs der Blutgefäße mit dem der Nerven. Unter der Stelle, wo sich das größere konstante Gefäß *a* von der Pedalarterie absondert, liegt das Pedalganglion. Auch von diesem geht nach den Untersuchungen von P. Splittstösser parallel der Arterie *a* ein Nervenstrang in die Fußspitze hinein, während andre sich ähnlich den distalwärts zur Fußkante verlaufenden Gefäßen erstrecken.

Nach der Dorsalseite hin entspringen mehrere kleine Gefäße (Fig. 8 g_1), die sich in die Geschlechtsorgane verteilen. Bedeutend wichtiger sind aber die an den Darm herantretenden Gefäße. Konstant in das Stromgebiet der Pedalarterie gehört die Darmüberschneidung bei dem Punkte *B*, wie auch schon Langer gut abbildet und ausdrücklich betont. Gewöhnlich treten ein bis zwei, manchmal aber auch

mehrere Seitenäste der Pedalarterie in die Geschlechtsorgane ein, durchqueren diese, vielfach kleinere Seitenäste abgebend, und verästeln sich hauptsächlich auf der genannten Darmschlinge. Indessen

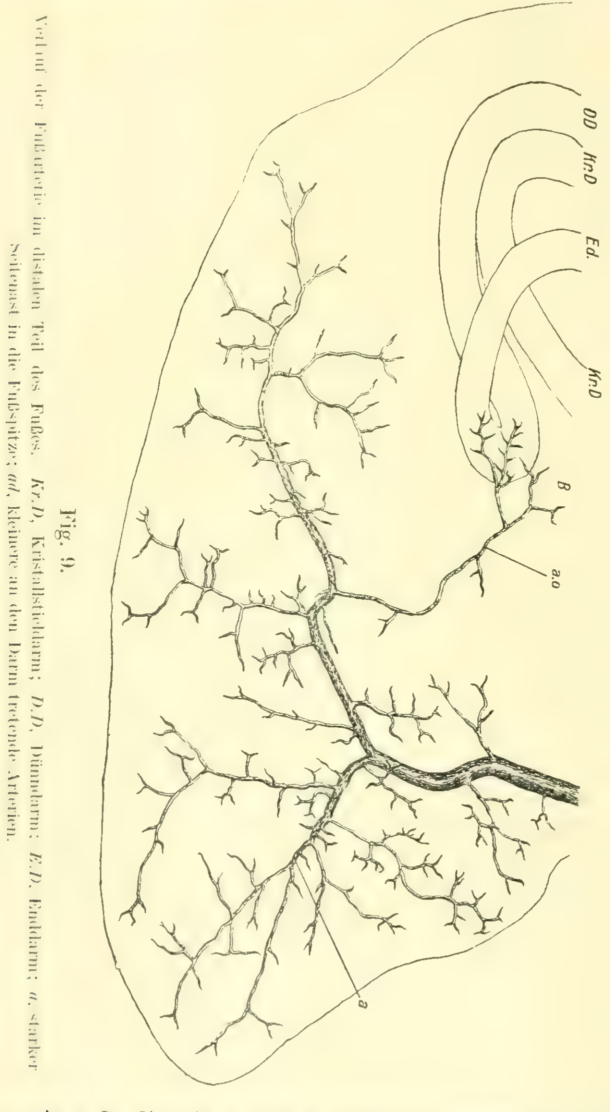


Fig. 9.

Verlauf der Fußarterie im distalen Teil des Fußes. *Kr.D*, Kristallstieldarm; *D.D*, Dünndarm; *E.D*, Enddarm; *a*, starker Seitenast in die Fußspitze; *ad*, kleinere an den Darm tretende Arterien.

kann auch, wie z. B. die Fig. 7 und 8 zeigen, ein großer Teil des Dünndarmes mit in den Bezirk der Arteria pedalis einbezogen werden. Von Interesse ist es vielleicht noch, daß durch Injizieren der Fußarterie es verhältnismäßig leicht gelingt, eine künstliche Schwellung des Fußes

hervorzurufen. In diesem Falle stellen sich die Lacunen, das »Schwellgewebe« LANGERS, als ein dichtes Netz von miteinander unregelmäßig anastomosierenden Bluträumen dar.

b. Die vordere Mantelarterie (Art. pall. anterior).

Der andre durch Teilung aus der gemeinsamen Fuß- und Mantelarterie entstandene Ast, die Art. pallialis, teilt sich fast unmittelbar darnach in zwei gleich starke Gefäße, die rechte und linke Mantelarterie. Indem ihre Trennung hinter dem vorderen Schließmuskel über dem

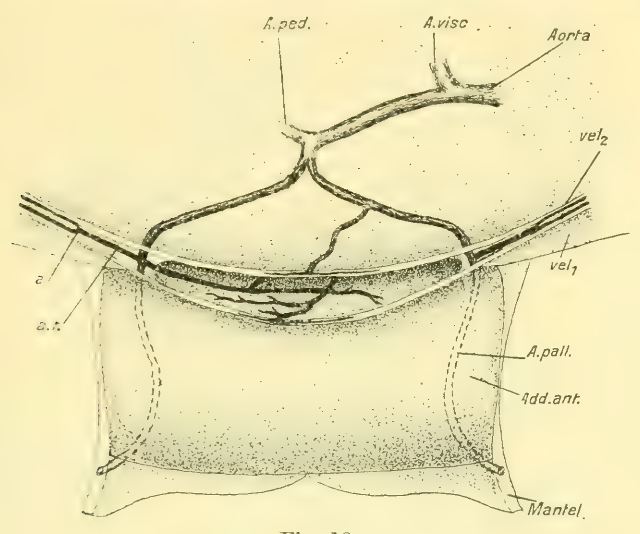


Fig. 10.

Abzweigung der Mantelarterien von der Fußarterie, von der Ventralseite gesehen. *Add.ant*, vorderer Schließmuskel, an seiner Rückseite die Mundöffnung, begrenzt von den beiden Velarleisten vel_1 und vel_2, Mantel, abgeschnitten; *A.visc*, Visceralarterie; *a.ped*, Pedalarterie; *A.pall*, Mantelarterie; *a.t*, Mundlappenarterie, teilt sich bei *a*.

Oesophagus erfolgt, wie es auch Fig. 1, 10 und 12 zeigen, liegen sie vollkommen symmetrisch zur Medianebene des Muschelkörpers.

Die Fig. 10 stellt ein von der Ventralseite her aufpräpariertes Objekt dar. Man sieht hier in die querovale, nach vorn etwas convexe Mundspalte, die durch zwei lippenförmige Wülste oder Leisten begrenzt wird. Diese »Lippen« bilden die Fortsetzungen der beiden auf jeder Seite befindlichen Velarlappen (vgl. Fig. 2 bei GUTHEIL). Reiches Bindegewebe zwischen den Velarfalten schließt die Mundöffnung seitwärts ab. Die Mantelgefäße treten nun rechts und links dicht an die Mundwinkel heran, biegen sich dann leicht nach oben und treten gleichzeitig in die Muskelmasse des vorderen Adductors

ein. Bis zu diesem Punkte haben sich schon verschiedene Gefäße abgezweigt. Vor allem werden der Mund und der Oesophagus damit versehen. Über die Art der Verteilung der Arterien im Oesophagus gibt Fig. 11 Aufschluß, die die dorsale Wand dieses Organs darstellt. Weiterhin entspringt noch ein andres, ungleich wichtigeres Gefäß aus der Mantelarterie, und zwar zwischen den Lippen in den Mundwinkeln, nämlich die Art. tentacularis. Wegen ihrer Bedeutung und ihres eigenartigen Verlaufes soll indessen erst weiter unten in einem besonderen Abschnitt genauer auf sie eingegangen werden.

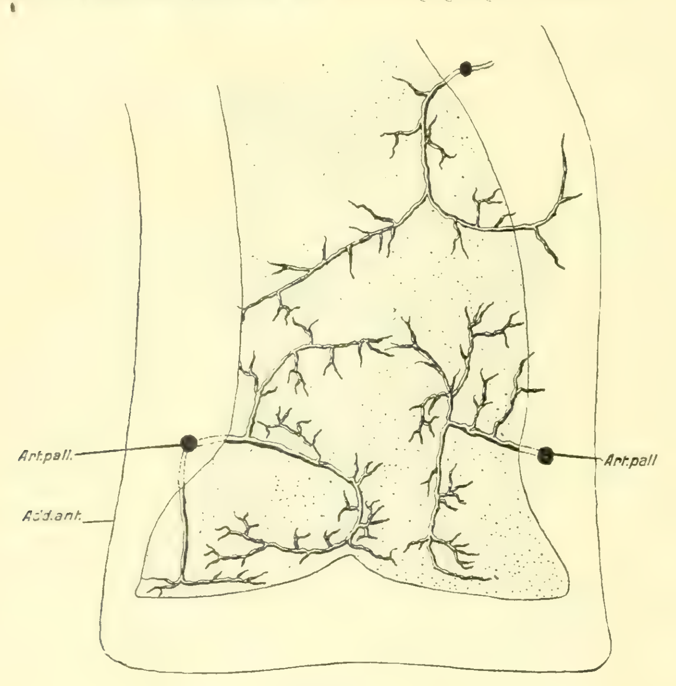


Fig. 11.
Gefäßverteilung an der dorsalen Wandung des Oesophagus. *Art.pall*, durchschnittene Mantelarterie; *Add.ant*, vorderer Schließmuskel.

Die in den vorderen Schließmuskel eingetretenen Mantelarterien bleiben jedoch ziemlich nahe an der Oberfläche, so daß sie hier vielfach auch ohne Präparation schon sichtbar sind. Bei ihrem Austritt aus der Muskelmasse tritt eine Umbiegung der Pallialarterien ein, indem die Hauptmenge des Blutes nach dem freien unteren Mantelrande fließt. Jedoch wird nach oben ein ziemlich starkes Gefäß entsandt, das um den vorderen Schließmuskel herumgreift und sich in dem oberen Mantelrand verteilt (Fig. 12). Bei ausgedehnter Injektion

kann man Anastomose der Lacunen dieses Gefäßes mit jenen der aus der Aorta direkt entspringenden Mantelrandarterien beobachten. Auf ihrem Wege durch den Schließmuskel entsendet die Pallialarterie auch in diesen hinein einige kleinere Gefäße. Dieser bisher geschilderte

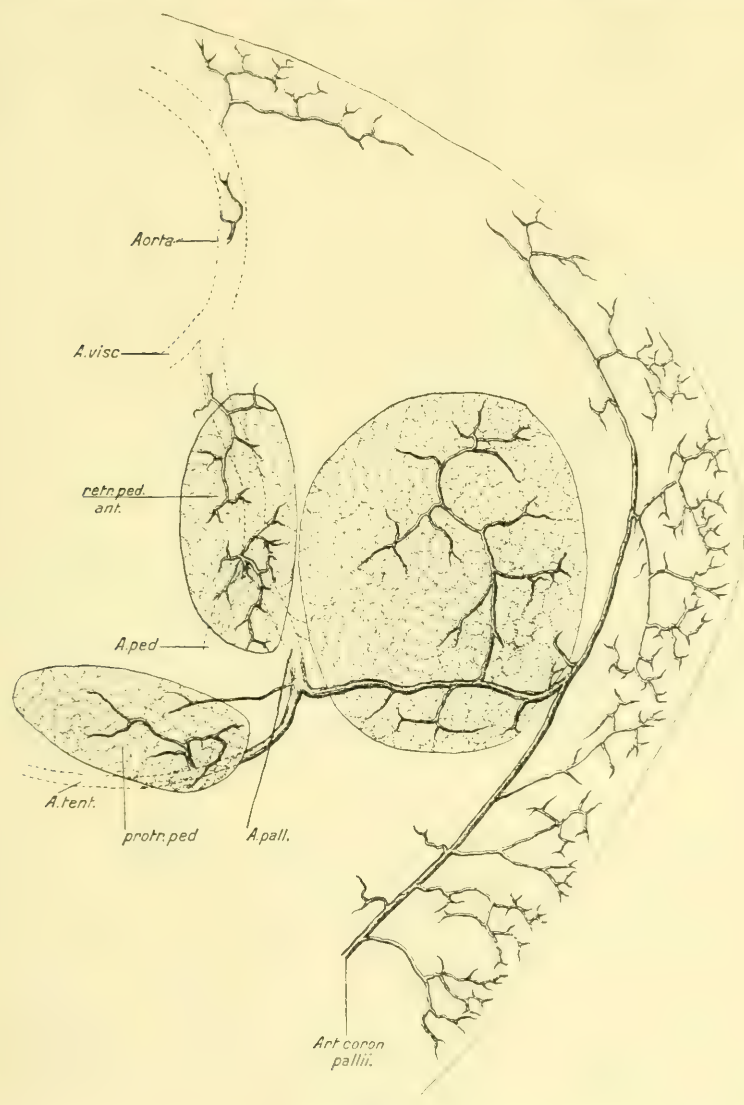


Fig. 12.

Vorderer Teil des Muschelkörpers. Übersicht über die Zerteilung der Aorta und ihrer Tochtergefäße. Großer Muskel in der Mitte: vorderer Schließmuskel. *retr.ped.ant.* vorderer Retractor; *protr ped*, Protractor des Fußes; *Aorta*, vordere Aorta; *A.visc*, Visceralarterie; *A.ped*, Fußarterie; *A.pall*, Mantelarterie; *Art.coron.pallii*, »Kranzgefäß« des Mantels; *A.tent*, Mundlappenarterie.

Verlauf des Mantelgefäßes der einen Seite ist natürlich infolge der Bilateralsymmetrie des Tieres auch auf der andern Seite vollkommen gleich ausgebildet.

Über den Verlauf und die Verteilung der Gefäße im freien Mantelrand selbst können schwache oder auch nur mittelstarke Injektionen nur ein ziemlich unvollständiges Bild liefern. Der Grund hierfür ist in dem anatomischen Bau des Mantels und damit zusammenhängend in seinem Zustand nach dem Tode der Muschel zu suchen.

Bekanntlich ist der Mantel in einiger Entfernung von seinem freien Rande mittels kleiner Muskelchen an der Schale angeheftet und liefert so auf derselben die Mantellinie. In dem dadurch abgesetzten



Fig. 13.

Gefäßverteilung am freien Mantelrand. *I*, *II* und *III*, die drei durch die zwei Falten des Mantelrandes entstandenen Lippen. *Art.coron.pall*, »Kranzgefäß«; *a*, Hauptarterien; *b*, Zwischenarterien; *d*, Blutgefäße ins Mantelreservoir.

freien Randteile des Mantels verläuft die Mantelarterie, Verhältnisse, wie sie im Querschnitt die schematische Fig. 14 zeigt. Distalwärts ist der Mantel durch zwei Einfaltungen in drei »Lippen« zerlegt (Langers Lefzen). Das Periostracum der Schale reicht nun über diese noch ein Stück hinaus und umfaßt auch noch die oberste dieser drei Lippen. So wie die Fig. 13 und 14 diese Falten zeigen, sind sie jedoch niemals auf konservierten Schnitten zu sehen, sondern sie entsprechen den Verhältnissen am lebenden Tier. Wird nämlich die Muschel nicht gestört, so befindet sich nicht nur des größte Teil des Fußes außerhalb

der Schale, sondern auch der Mantelrand hat sich um den Rand der Schale nach außen herumgeschlagen. Die beiden Abbildungen stellen also einen mittelstarken Schwellungszustand des Mantelrandes dar. Zurückgezogen wird der Mantel, nach Entleeren des Blutes, durch kleine Muskelchen, die einerseits an den Falten, anderseits an der Mantelanheftungslinie inserieren.

Von dem Hauptgefäß, der Art. coronaria pallii, gehen in ziemlich gleichmäßigen Abständen kleinere Gefäße (*a*) ab, die in jede der beiden oberen, äußeren Lippen Seitenäste entsenden, der Hauptsache nach jedoch sich in der dritten, längsten verteilen. In den Zwischenräumen dieser Gefäße entspringen wieder andre, noch kleinere (*b*), die indessen ziemlich an der Oberfläche bleiben. Desgleichen finden sich kleinere Arterien (*c*) auf der Unter- oder Innenseite des Mantels. Nach der entgegengesetzten Richtung, also proximalwärts der Anheftungsstelle

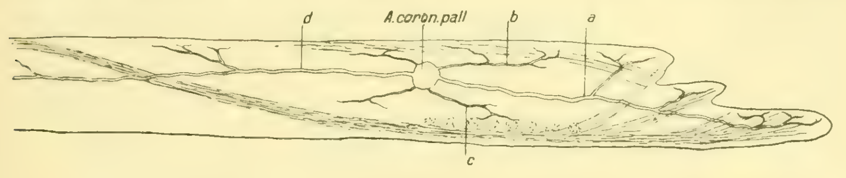


Fig. 14.
Schematischer Querschnitt durch den freien Mantelrand. Bezeichnungen wie Fig. 13.

des Mantels, entspringt eine Reihe bedeutend größerer Gefäße (*d*). Da diese einen ungleich größeren Strombezirk als jedes der Gefäße *a* haben, benötigen sie natürlich auch einen bedeutend größeren Zwischenraum unter einander, und zwar ist das Verhältnis derart, daß zwischen je zwei der proximalen Arterien *d* drei bis vier von dem distalen *a* kommen. Die Länge dieser Gefäße ist vorn bis ziemlich in die Mitte des Mantels reichend, hinten aber kürzer. Hervorgerufen wird diese Erscheinung durch die Ausdehnung der sogenannten Mantelreservoire, auf die wir weiter unten noch zu sprechen kommen werden.

Fragen wir uns nach der Ursache der so komplizierten Blutgefäßverteilung im Mantel, so kommen wohl besonders zwei Punkte in Betracht.

Der wichtigere dieser beiden ist wohl die Bedeutung des Mantels als Respirationsorgan. Wenn die Muschel ihren Fuß aus der Schale hervorgestreckt hat, so ist der Kiemen- und Körperkreislauf infolge Schließens der Keberschen Klappe fast ganz unterbunden (vgl. hierüber den Abschnitt über die Schwellung des Fußes von *Anodonta*). Das Herz pulsiert aber weiter, da der Kreislauf nicht vollständig

unterbrochen werden kann. Um das Blut nun mit dem nötigen Sauerstoff versehen zu können, existiert eine Verbindung im Gefäßsystem vom Herzen durch die vordere Aorta, Mantelarterien, Mantelreservoire wieder in den Vorhof. Es ist demnach also neben dem Hauptblutkreislauf noch ein Nebenkreislauf eingeschaltet. Der andre Punkt hängt mit dem Schwellungsvermögen des Mantelrandes zusammen. Wie schon gesagt, ist bei einer nicht gestörten *Anodonta* außer dem ausgestreckten Fuß auch der Mantelrand um den Schalenrand herumgeschlagen. Die Schwellung wird hervorgerufen durch Einpumpen von Blut unter gleichzeitiger Erschlaffung der Rückziehmuskeln des Mantelrandes. Zieht die Muschel den Fuß nun plötzlich ein, so schließt sich auch gleichzeitig die Schale. Dabei könnte es nun vorkommen, daß die scharfen Schalenränder Verletzungen in der zarten Epidermis des Fußes hervorrufen. Dies sollen, meiner Meinung nach, die umgeschlagenen Mantelränder verhindern, sie sollen also gleichsam eine Gleitbahn für den Fuß darstellen. Ob diese Deutung der Schwellung des Mantelrandes ganz einwandfrei ist, wage ich nicht zu entscheiden, möchte aber darauf hinweisen, daß eine andre Deutung auf mindestens ebensolche Schwierigkeiten stoßen würde.

c. Die Mundlappenarterie (Art. tentacularis).

Wie schon oben ausgeführt und auf Fig. 10 dargestellt wurde, entsendet die Art. pallialis (*A.pall.*) bei der Umfassung des Oesophagus jederseits ein starkes Gefäß (*a.t.*), das sich eine Strecke weit zwischen den beiden Velarfalten vel_1 und vel_2 hinzieht. Hierbei wird auf jeder Seite außer dem Protractor auch das Cerebralganglion mit dem nötigen Blut versehen (Fig. 12 *prot.ped.*). Nach kurzem Verlauf tritt eine Teilung ein und es entstehen zwei sowohl in ihrem weiteren Verlauf als auch in ihrer eigenartigen Verteilung vollständig kongruente Velararterien (Fig. 10 *a*). Die Fig. 15 stellt den rechten äußeren Mundlappen dar, das Velum oder den Tentakel der älteren Autoren. Von der oberen Einbuchtung *A* bis ungefähr zur Teilungsstelle *B* der Tentakelarterie verläuft die Anheftungslinie zwischen Mundlappen und Fuß. Das erste auffällige ist, daß die stark gewellte oder geschlängelte Hauptarterie nicht genau in der Längsachse des Organs liegt, sondern in einem spitzen Winkel dazu etwas unterhalb derselben. Erst gegen Ende biegt sie wieder nach oben um und verästelt sich unregelmäßig. In diesem Verlaufe gibt sie ganz gleichmäßig und in derselben typischen Form bei allen Präparaten immer wiederkehrend, Seitenarterien ab. Was die Reichweite und die Verteilung dieser

Nebenäste im großen und ganzen anbetrifft, so ist vielleicht bemerkenswert, daß sie sich nur im Mundlappen selbst verästeln und selten in das angrenzende Bindegewebe übertreten. Eine Ausnahme macht viel-



Fig. 15.

Rechter äußerer Mundlappen mit der Velararterie. *A.B*, Anheftungslinie des Mundlappens. *a*, Gefäß, dessen Endverzweigungen in den Mantel umbiegen; *b*, Gefäß, welches zum Mund hin in der äußeren Velarfalte verläuft.

fach das mit *a* bezeichnete Gefäß, das öfter bis in den Mantel hinein verfolgt werden kann. Da die Gefäßverteilung des inneren Mundlappens in allen Stücken der des äußern gleicht, so erstreckt sich das *a* entsprechende Gefäß des inneren Tentakels bis auf die Oberfläche des

Fußes. Weiterhin kann als konstant in derselben auf Fig. 15 dargestellten Form noch das mit *b* bezeichnete Arterienstämmchen erwähnt werden.

Sehr interessante Verhältnisse zeigt nun die Gefäßverteilung auf der Innenseite der Mundlappen. Wie schon seit langem bekannt ist, ist hier die Oberfläche nicht glatt, wie die Außenseiten, sondern mit einer Art von Leisten versehen (Fig. 16). Während, wie wir oben sahen, die Seitengefäße ziemlich senkrecht von der Art. tentacularis abbiegen, verlaufen diese Leisten in einem spitzen Winkel dazu. Die

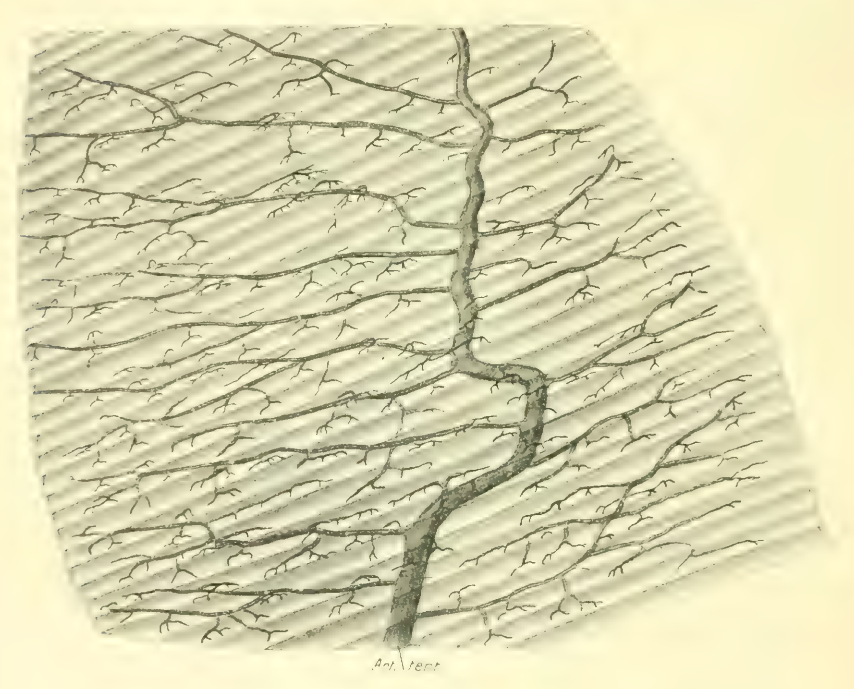


Fig. 16.
Innere, mit Leisten versehene Oberfläche der Mundlappen, Teilstück. *Art.tent*, Mundlappenarterie.

Folge davon ist, daß sie auch von den Nebenarterien in einem spitzen Winkel gekreuzt werden. Langer kannte wohl die Leisten, bemerkte auch die sehr eigenartige Gefäßverteilung in denselben, geht aber nicht näher auf die zueinander schiefe Lage von Leisten und Seitenarterien ein. Kollmann, auf dessen Angaben sich auch Flemming, Fleischmann und Griesbach stützen, gibt jedoch kein richtiges Bild von diesen Verhältnissen. Nach ihm sollen die Gefäße in den Leisten verlaufen, sich also, da Tentakelarterie und Leisten in einem spitzen

Winkel zueinander stehen, von der Hauptarterie nicht rechtwinklig abzweigen. Wie seine Figuren zeigen, soll auch jede Leiste ihr eignes Längsgefäß besitzen. Diese Abbildung läßt indessen zugleich als Ursache dieser falschen Darstellung erkennen, daß bei Ausführung der Injektionen zu starker und unregelmäßiger Druck angewandt ist, so daß Zerreißungen und ungleichmäßige Füllungen der Ästchen eintreten mußten. Dieselben unzutreffenden Angaben macht auch Thiele, der sich allerdings, mangels eigner morphologischer Untersuchungen, in betreff des makroskopischen Verlaufs der Gefäße ebenfalls auf Kollmann beruft. Jedoch auch von theoretischem Standpunkt aus, ist die Art der Gefäßverteilung, wie ich sie dargestellt habe, besser zu verstehen, als die Kollmanns; tritt doch bei schräger Durchquerung der Leisten eine bedeutend ergiebigere Durchblutung des Organs ein, als wenn die Gefäße parallel in oder unter den Leisten verlaufen würden! Die Ursache für die starke Verästelung der Arterien in den Mundlappen ist nach Thiele ähnlich wie für die entsprechenden Verhältnisse im Mantel wahrscheinlich in der respiratorischen Nebenfunktion des Mundlappens zu erblicken.

B. Gefäße im Bereich der hinteren Aorta.

1. Hintere Aortenklappe.

Wie bekannt, durchzieht der Darm bei den Najaden das Herzlumen von vorn ventral nach hinten dorsal. Seine Austrittsstelle aus dem Herzen fällt gleichzeitig mit der Austrittsstelle aus dem Pericard zusammen, indem hier Herz und Pericard miteinander verwachsen erscheinen. Der Enddarm wird von jetzt ab bis zum After von dem Bindegewebe zwischen den beiden Mantellappen umgeben (Fig. 17 *bg*). Ventral der Austrittsstelle des Darmes aus dem Ventrikel entspringt nun die hintere Aorta. Gleich zu Beginn dieses zweiten großen Gefäßstammes findet sich in dessen Lumen eine zum Verschluß der Aorta dienende Einrichtung, die hintere Aortenklappe. Ihre Lage ist im Gegensatz zu der der vorderen Aortenklappe, die ja gerade an der Austrittsstelle der Aorta aus dem Pericard sich befindet (Fig. 2), unzweifelhaft außerhalb des Pericardialraumes. In der Fig. 17, die die Aortenklappe von der rechten Seite her darstellt, ist durch die stark punktierte Linie die etwas links vom Herzen quer über die Aorta läuft, die Begrenzung des Pericardialraumes angegeben. Ventral der Aorta erstreckt sich der Herzbeutel indessen noch ziemlich weit rückwärts.

Wenn man auch hier wieder von der schon oben zitierten lakonischen Bemerkung Garners: "valves also exist at the origin of the

aortae" absieht, so findet sich die erste Beschreibung der hinteren Aortenklappe bei Dogiel. Dieser beschreibt sie als einen Ringmuskel, eine Ansicht, die auch noch Rankin vertritt. Dagegen gibt Grobben für die hintere Aortenklappe von *Pecten Jakobaeus* folgende, anders lautende Darstellung: »Nahe am Ursprung vom Ventrikel, an der Stelle, wo sich die Aortenwand durch kräftigere Ausbildung der Ringmuskulatur auszeichnet, ragen in das Lumen der Aorta zwei polster-, fast zungenförmige Wülste hinein. Der dorsale sieht mit dem dicksten

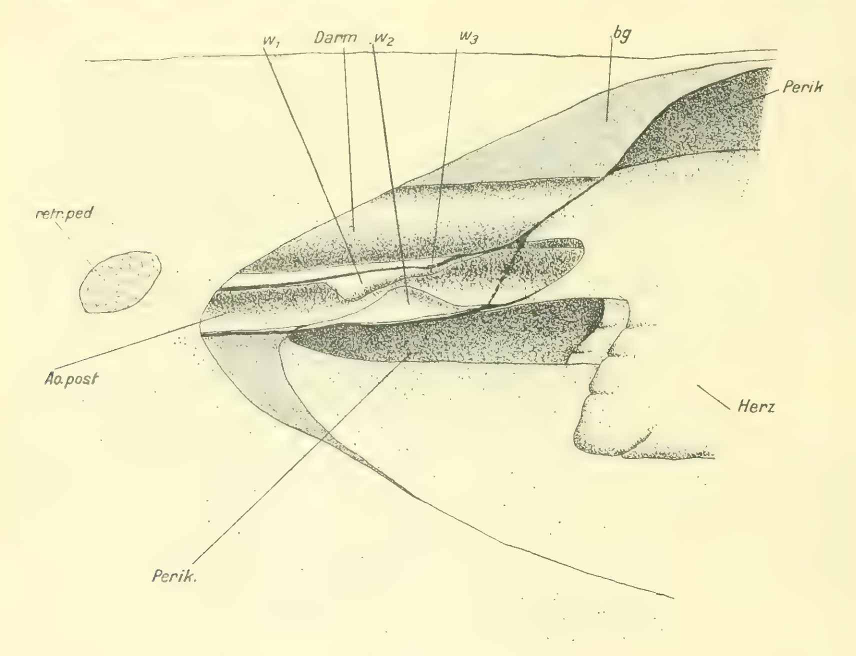


Fig. 17.

Hintere Aortenklappe, nach Fortnahme des Mantels und Öffnen des Pericards, ebenfalls von der rechten Seite her geöffnet. *Ao.post*, hintere Aorta; *bg*, Bindegewebe dorsal des Darmes zwischen den beiden Mantellappen; *Perik*, Perikardialraum; *retr.ped*, hinterer Retractor; w_1 und w_2, die beiden die Aortenklappe bildenden Muskelwülste; w_3, kleiner dorsaler accessorischer Muskelwulst.

vorspringenden Ende nach hinten, der ventrale nach vorn. Die beiden korrespondierenden Wülste sind in der Art übereinander gelagert, daß dieselben bei der Kontraktion des Sphincters mit ihrer ganzen Fläche gegeneinander gedrückt werden.« Dagegen bestätigt er bei *Anodonta* den Befund Rankins, der, wie gesagt, nur einen Sphincter kannte. Zu meiner Überraschung mußte ich dagegen konstatieren, daß die Darstellung Grobbens, die dieser für Pecten liefert, trotz seines eignen andersartigen Befundes bei *Anodonta*, Wort für Wort auch für

Anodonta zutrifft! Die Übereinstimmung wird noch größer durch eine weitere Bemerkung GROBBENS. Er fand nämlich, daß bei drei von ihm untersuchten Pectenexemplaren in zwei Fällen noch ein dritter solcher Wulst vorhanden war, wenn auch kleiner. Auch diese Tatsache kann ich bestätigen, und zwar befindet sich dieser Wulst häufig an der vorderen Seite der dorsalen Erhebung, wie ich es, wenn auch nicht in starkem Maße, in der Fig. 17 bei w_3 angedeutet habe! RANKIN und auch GROBBEN haben also anscheinend nach Öffnen der Aorta die beiden zungenförmigen Wülste als den durchschnittenen Ringmuskel angesehen, während in Wirklichkeit *Anodonta* von Pecten in dieser Beziehung gar nicht abweicht.

2. Die hinteren Mantelarterien (Art. palliales posteriores).

Kurz hinter dieser Aortenklappe tritt eine Teilung der hinteren Aorta in zwei gleich starke Zweige ein (Fig. 19 u. 21 sowie Fig. 20 *A*—*F*). Zum allgemeinen Überblick über die Art und Weise der Gefäßverteilung im Strombezirk der hinteren Aorta diene die Fig. 18. Sie stellt eine Seitenansicht dar vom Enddarm (*ed*), hinteren Adductor (*Add.post.*) und hinteren Retractor (*retr.ped.post.*), und zwar von der rechten Seite her gesehen. Der hintere Retractor ist nur in seiner Längsausdehnung dargestellt, nicht dagegen seine Insertionsstellen an der Schale (vgl. Fig. 21). Weiterhin ist der Enddarm durch teilweises Abpräparieren des rechten Mantellappens freigelegt.

Die Teilung der Aorta findet ungefähr bei dem mit *A* bezeichneten Punkte statt. Schon vorher hat sich ein kleines Gefäß abgesondert, um besonders den dorsalen Mantelteil und das Pericard mit dem nötigen Blut zu versehen. Nach der Teilung senken sich die beiden Mantelarterien ein wenig, um durch den Spalt zwischen den beiden hinteren Retractoren hindurchzugehen, steigen dann wieder aufwärts und führen dorsal über den hinteren Schließmuskel hin, indem sie das Rectum zwischen sich nehmen. Der Mastdarm wird von einem größeren Gefäß versorgt, das schon von einer der beiden Mantelarterien abzweigt, meist rechts, und dem dann in vielen Fällen ein ähnliches auf der linken Seite entspricht. Charakteristisch ist, daß der Verlauf der Gefäße am Mastdarm im Gegensatz zum übrigen Darm ein sehr langgestreckter ist. Der hintere Retractor empfängt sein Blut in den meisten Fällen durch ein unpaares Gefäß, das seinen Ursprung bald in der rechten, bald in der linken Arterie nehmen kann, schließlich aber auch paarig auftreten kann.

Schon von dem Teilungspunkte der Aorta ab setzt eine Inkonstanz

und Variabilität des Gefäßverlaufes ein, wie wir sie in solch bedeutendem Maße nicht ein zweites Mal im Muschelkörper antreffen. Es ist absolut unmöglich, hier eine Norm festzustellen. Um auch nur ungefähr eine Vorstellung davon zu geben, habe ich im folgenden einige

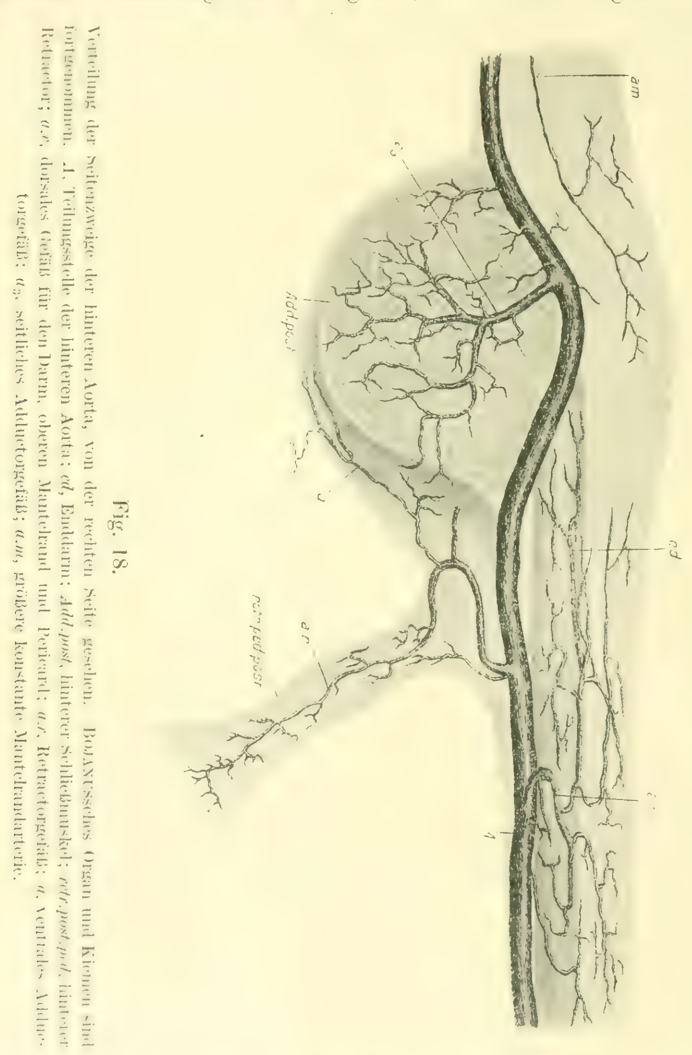


Fig. 18.

Verteilung der Seitenzweige der hinteren Aorta, von der rechten Seite gesehen. BOJANUSsches Organ und Kiemen sind fortgenommen. *A*, Teilungsstelle der hinteren Aorta; *ed*, Enddarm; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *retr.post.p.d*, hinterer Retractor; *a.r*, dorsales Gefäß für den Darm, oberen Mantelrand und Pericard; *a.r*, Retractorgefäß; *a*, ventrales Adductorgefäß; a_3, seitliches Adductorgefäß; *a.m*, größere konstante Mantelrandarterie.

charakteristische Beispiele aus der Reihe der Präparate herausgegriffen und abgebildet (Fig. 20 *A*—*F*). Alle Präparate sind als von der Ventralseite gesehen dargestellt, so daß also rechts in der Bildfläche links der Körperseite entspricht. Die mit *v* bezeichnete Arterie entspricht dem Gefäß *a r* in Fig. 18, *r* dem Retractorgefäß *a.r*, und

a einem besonderen Ast, der den hinteren Adductor ventralwärts umfaßt und in Fig. 18 in seinem Ursprung mit der Retractorarterie verschmolzen ist. Von den sechs Abbildungen der Fig. 20 bilden A und F die Endglieder einer Reihe, die durch alle möglichen Übergänge miteinander verknüpft sind. Während bei A die Rectalarterie v ebenso wie die Retractorarterie r ihren Ursprung von dem rechten Pallialgefäß nehmen, entspringt der den hinteren Schließmuskel versorgende Ast aus der linken Mantelarterie. In Fig. B ist das Gefäß v in seinem

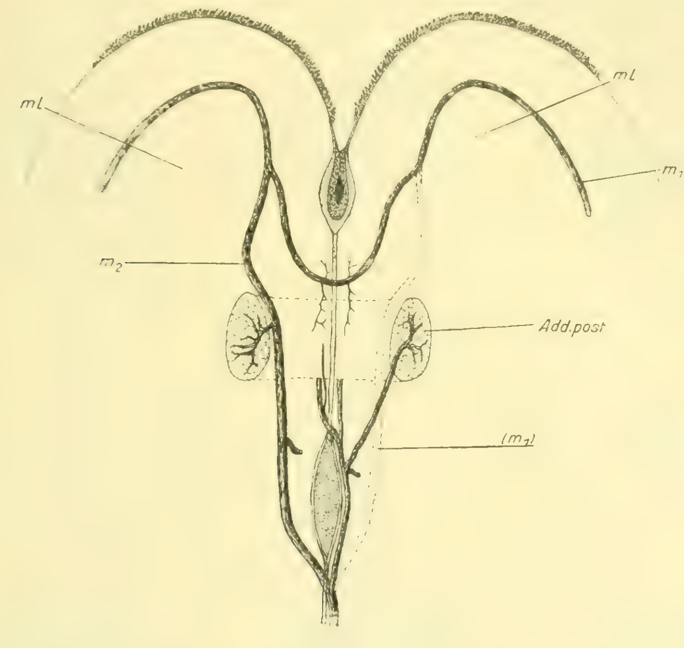


Fig. 19.

Starke Abweichung des Verlaufes der hinteren Aorta vom normalen Typus. Abbildung von oben gesehen. Mantellappen *m.l.* seitlich ausgebreitet. Der typische Mantelarterienverlauf ist in gestrichelten Linien eingezeichnet. m_1 und m_2, die beiden Mantelrandarterien; *Add.post*, hinterer Schließmuskel.

Ansatzpunkt weiter nach rückwärts bis auf die Aorta selbst verlagert, um schließlich bei dem Präparat C zur linken Art. pall. überzugehen. In Fig. D ist dann außer einer Verdoppelung von v noch eine Teilung von a eingetreten, indem a_1 in den Muskel selbst sich verästelt, während a_2 ventralwärts den Muskel umfaßt. In Fig. E ist eine vollständige Umkehrung dieser Verhältnisse dargestellt, insofern als zwar die Teilung von a beibehalten ist, die Gefäße jedoch ihre Funktion vertauscht haben. Desgleichen ist die Ansatzstelle des Retractorgefäßes von

der rechten auf die linke Seite übergegangen und das Rectalgefäß *v* nur in der Einzahl erhalten geblieben. Endlich stellt Fig. *F* wiederum eine völlige Umkehrung der Verhältnisse von Fig. *A* dar.

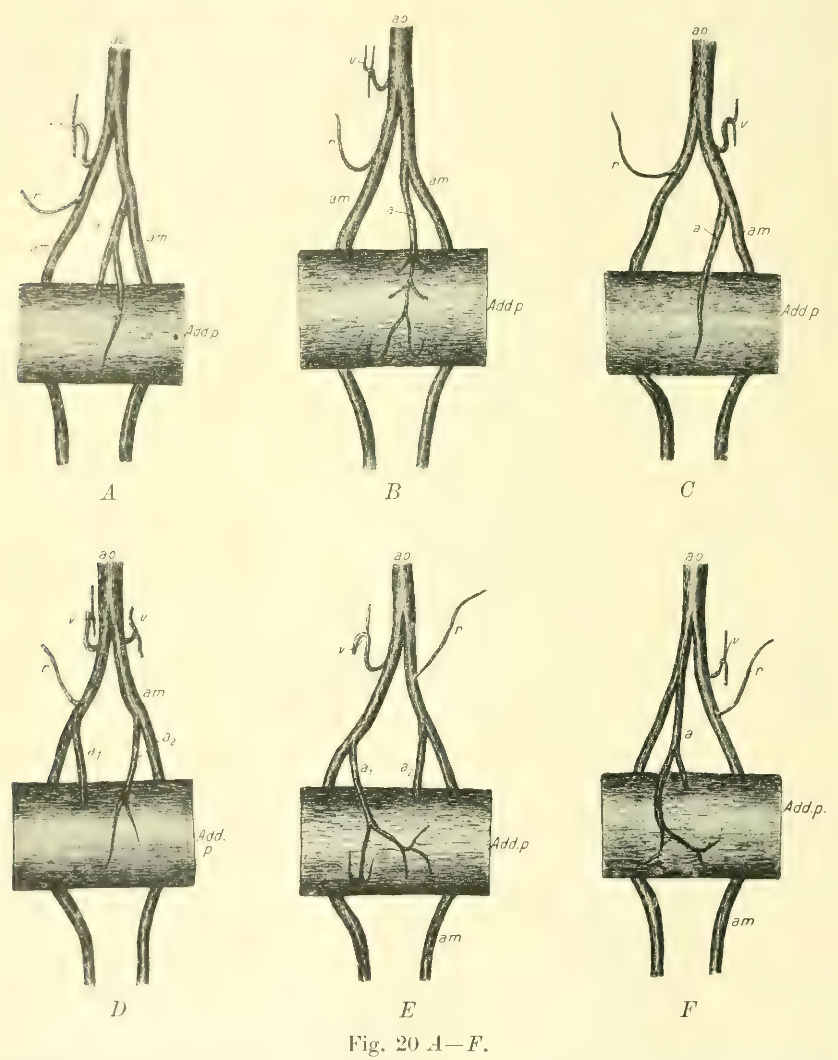


Fig. 20 *A*—*F*.

Halbschematische Abbildungen zur Erläuterung der Variationsbreite in der Gefäßverteilung der hinteren Aorta. Von der Ventralseite gesehen. *ao*, hintere Aorta; *Add.p.* hinterer Schließmuskel; am, die beiden Mantelarterien; *r*, Retractorarterie; *v*, kleines Mantelrandgefäß; *a*, a_1 und a_2, Adductorgefäß. Rechts und links sind in der Figur vertauscht, da ja von der Ventralseite gesehen.

Wie gesagt, sind diese Figuren nur ein Teil einer größeren Reihe besonders dieser Verhältnisse halber angefertigter Präparate, als deren

Resultat sich ergab, daß die am häufigsten wiederkehrenden Variationen die in den Fig. *D* und *E* abgebildeten sind. Gelegentlich kann indessen die Abweichung von dieser Norm erheblich größer werden, wie denn auch die Fig. 19 einen ganz extremen Fall dieser Art liefert. Hier ist sogar die Teilung der Aorta unterblieben und diese verläuft ganz in der Bahn der sonstigen rechten Mantelarterie. Zwar gibt sie nach rechts einen stärkeren Ast ab, aber dieser versorgt nicht den freien linken Mantelrand, sondern nur den Schließmuskel und den linken Retractor. Dagegen zweigt sicht von der rechten Pallialarterie an einer Stelle, wo diese schon vollständig im Mantel verläuft, ein gleichstarkes Gefäß ab und schlägt die Richtung einer sonst konstant vorhandenen starken Seitenarterie (Fig. 18 *a.m.*) ein. Dorsal des Darmes tritt das Gefäß jedoch in den andern Mantellappen über und gelangt in vollständig symmetrischer Weise in die für die linke Mantelarterie bestimmte Bahn. Es wird also infolgedessen die Funktion der einen Mantelarterie von einem Seitenast der andern ausgeübt.

Wieder übergehend zur Fig. 18 können wir nun feststellen, daß hier Verhältnisse herrschen, wie sie von keiner der kleinen Figuren angegeben wird: es ist hier eine Verschmelzung der Retractorarterie r mit den beiden Schließmuskelarterien a_1 und a_2 eingetreten. Auch das hier dargestellte Adductorgefäß a_3 ist sowohl in seinem Ursprung als auch in seinem Verlauf äußerst inkonstant, jedoch bei fast allen Injektionen nachweisbar.

Mit der schon beschriebenen vorderen Mantelarterie bildet die hintere Art. pall. ein zusammenhängendes Ringgefäß, die Art. coronaria pallii (Fig. 1 *am.*). Die Abzweigungen dieses Gefäßes zum freien Mantelrand hin sind auch hinten im Prinzip dieselben wie am vorderen Mantelrande, so daß sich wohl ein Eingehen hierauf an dieser Stelle erübrigt.

Den Verlauf der Darmgefäße zeigt neben den früheren Abbildungen auch noch Fig. 21. Zur besseren Orientierung ist hier in punktierter Linie der Verlauf der Aorta sowie der großen Mantelgefäße eingetragen worden. Der geöffnet dargestellte Darm läßt als bezeichnendes Merkmal sofort den ausgesprochenen Längsverlauf des eigentlichen Enddarmgefäßes in der Typhlosolis erkennen. Die Ventralseite des Darmes wird von ihm aus versorgt, während die Lateral- und Dorsalseiten ihr Blut mittels besonderer kleiner, direkt den Pallialarterien entspringender Gefäße erhalten. Der After selbst jedoch wird in den Stromkreis der den Schließmuskel ventral umfassenden in Fig. 20 mit

a bezeichneten Arterie einbezogen. Über die Abzweigungen dieses Ästchens und die Verhältnisse ventral des hinteren Schließmuskels gibt Fig. 22 genügenden Aufschluß. Statt der vielen kleinen Lateralästchen am Rectum kann die Längsarterie sich vor Eintritt in die Typhlosolis so verzweigen, daß auch die Seiten und Dorsalflächen des Darmes, ja sogar auch die anschließenden Mantelteile mit dem Pericard von ihr mitversehen werden (Fig. 18).

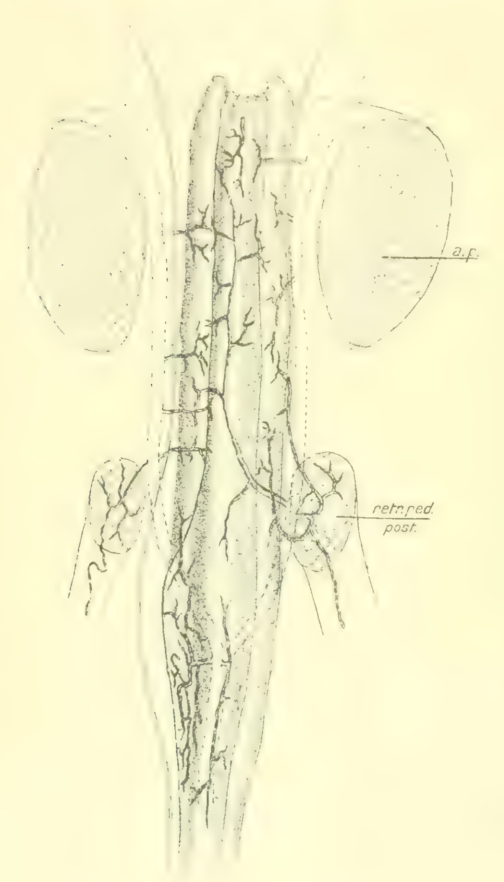


Fig. 21.
Endstück des Darmes, geöffnet und von oben gesehen. Der Verlauf der hinteren Aorta und der beiden Mantelgefäße ist punktiert angegeben. *a.p*, hinterer Schließmuskel; *retr.ped.post*, hinterer Retractor.

Zum Schluß bliebe noch eine kurze Betrachtung der Gefäßverteilung an der ventralen Seite des hinteren Adductors übrig (Fig. 22). Bekanntlich verwachsen die aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter derart miteinander, daß sie mit den absteigenden Lamellen einen in der Fußgegend paarigen, hinter dem Fuß aber unpaaren inneren Kiemengang bilden. Dagegen entsteht aus der Verschmelzung der aufsteigenden Lamellen der äußeren Kiemen mit dem Mantel einerseits und den absteigenden Lamellen derselben Kiemen mit den absteigenden Lamellen der inneren Kiemen anderseits der paarige äußere Kiemengang. In Fig. 22 ist nun die Verwachsungsstelle der innersten Kiemenblätter durchschnitten und so ein Einblick in die Cloakenhöhle erhalten. Teilweise jedoch ist auch die Basal- und Trennungsmembran der äußeren Kiemengänge fortgenommen worden. Das auch in den vorhergehenden Abbildungen mit *a* bezeichnete Muskelgefäß legt sich nun ventral

an den hinteren Adductor an und führt bis an die Anheftungslinie der Basalmembran des äußeren Kiemenganges an den Schließmuskel. Nachdem schon vorher einige kleinere Ästchen sich auf dem Muskel verteilt haben, sondern sich jetzt einige größere Gefäße ab und treten in die Basalmembran der äußeren Kiemengänge ein (*b*), d. h. in die Verwachsungsmembran der absteigenden Lamellen

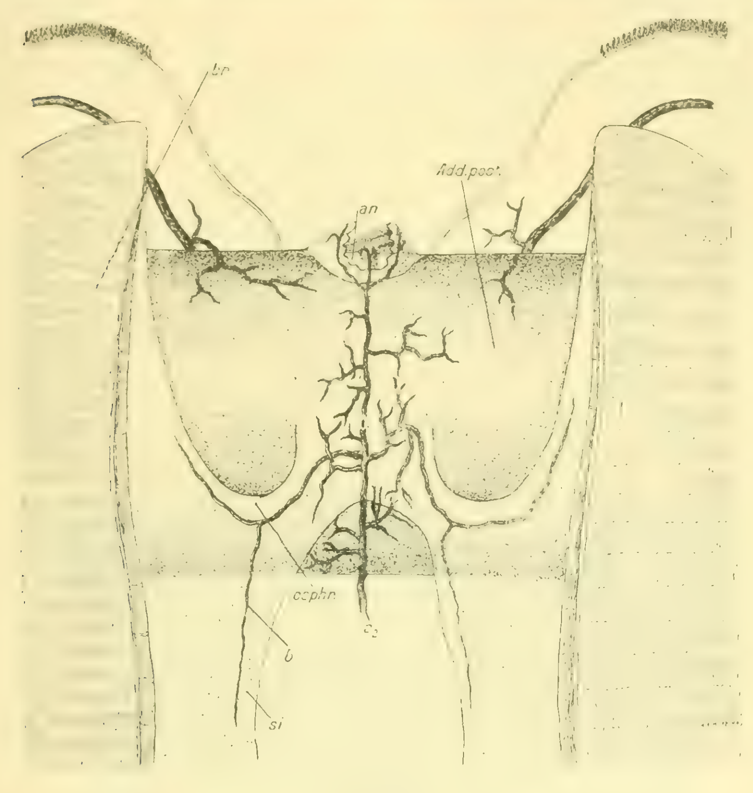


Fig. 22.

Ventrale Ansicht des Cloacalraumes unter dem hinteren Schließmuskel. Der innere Kiemengang ist durch Trennen der Verwachsung zwischen den beiden aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter geöffnet, desgleichen teilweise die Kiemenscheidewand. *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *an*, After; *br*, Kiemen; *osphr*, Lage des Osphradiums; *si*, Lage des Sinnesstreifens.

der äußeren Kiemenblätter mit dem hinteren Schließmuskel. Das ursprüngliche Gefäß jedoch behält die eingeschlagene Richtung bei bis zum After, wo es sich in einige kleine Zweige, die entweder den After umfassen oder in die Typhlosolis des Rectums eintreten, auflöst.

Interessant ist es, daß auch hier wieder eine seltsame Übereinstimmung vorliegt zwischen dem Verlauf des Blutgefäßsystems und

dem des Nervensystems, wie wir es schon im Fuß bemerkt hatten. Unter der Zerteilungsstelle der größeren Arterie a_2 liegt ebenfalls wieder ein Nervencentrum: das Visceralganglion. Noch größer wird aber die Ähnlichkeit, wenn man die Lage und den Verlauf des Osphradiums und der sogenannten Sinnesstreifen verfolgt. Ersteres liegt als nervenreiche Epithelverdickung im Bogen an dem freien Rand der Basalmembran des äußeren Kiemenganges (Fig. 22). Die Sinnesstreifen erstrecken sich ebenfalls als Epithelverdickungen weit nach vorn hin (*s.i*). Beiden parallel, ihnen eng angeschmiegt, laufen arterielle Gefäße entlang.

V. Das venöse Gefäßsystem.

1. Die Sammelvenen des Körpers.

Nachdem das Blut aus dem Herzen durch die Aorta, die größeren Gefäßstämme und deren Seitenäste bis in die feinsten Verzweigungen gelangt ist, tritt es in die Lacunen über. Nach KOLLMANN versteht man unter Lacune oder interstitieller Lücke »einen von Gallertgewebe, i. e. der Bindesubstanz umschlossenen mikroskopischen endothelfreien Raum, der mit andern von ähnlicher Beschaffenheit kommuniziert«. Wie auch Schnitte zeigen, sind diese Bluträume ganz regellos ange-

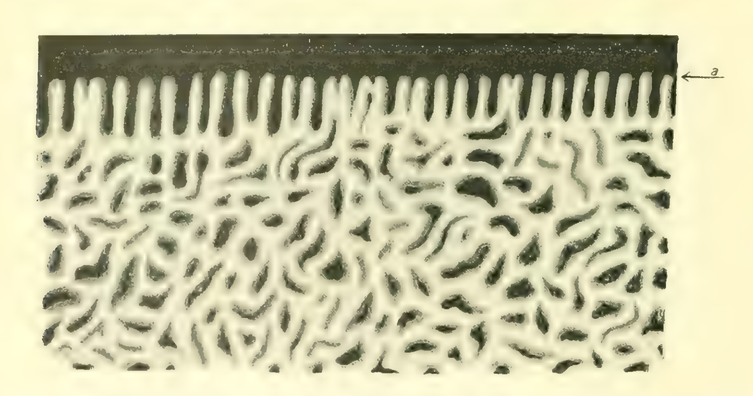


Fig. 23.
Injizierte Lacunen aus der Typhlosolis des Kristallstieldarmes. Bei *a* scharfe Kante der Typhlosolis. Das Bindegewebe zwischen den Lacunen ist entfernt worden.

ordnet und geben, wenn sie prall injiziert sind und dann das Gewebe durchschnitten wird, etwa das Bild eines Gummischwammes. Ist die Injektion jedoch nur schwach, so entstehen Bilder, die wohl geeignet sind, capillarähnliche Gefäße vorzutäuschen, wie denn auch LANGER, VON HESSLING, KOLLMANN, GRIESBACH u. a. infolgedessen tatsächlich

bei den Lamellibranchiaten echte Capillaren annahmen. Wie gesagt, verschwinden diese Pseudocapillaren, wenn die Injektion vollständiger und mit genügend dünnflüssiger Masse ausgeführt worden ist. Eine alleinige Ausnahme macht hiervon vielleicht die Typhlosolis des Darmes mit ihren Gefäßen. Zwar haben wir auch hier keine echten Capillaren,

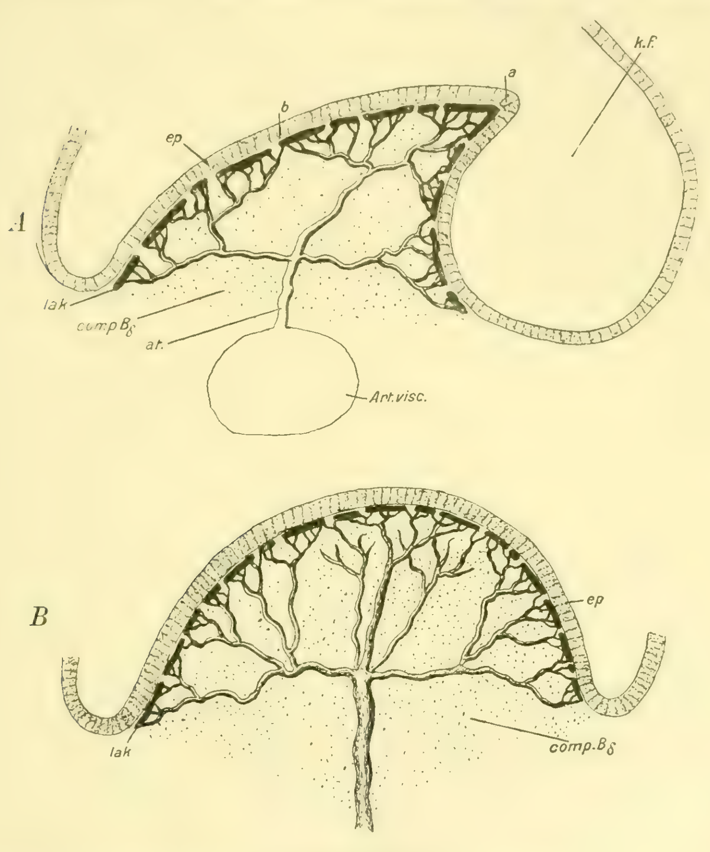


Fig. 24 *A* und *B*.

Halbschematische Abbildung der Verteilung des Blutes in der Typhlosolis. Querschnitte durch dieselbe. *A*, vom Kristallstieldarm; *B*, vom Enddarm; *Art.visc*, Visceralarterie; *a.t*, kleine von der Visceralarterie abgehende Gefäße; *ep*, Darmepithel; *comp.Bg*, kompaktes Bindegewebe; *lak*, Lacunen; *k.f*, Falte im Darm für den Kristallstiel; *a*, scharfe Kante der Typhlosolis des Kristallstieldarmes; *a* und *b*, Endpunkte des in Fig. 23 dargestellten Stückes der Typhlosolis.

da, wie histologische Untersuchungen zeigen, ein Endothel den betreffenden Bluträumen vollständig abgeht. Aber es ist doch eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung dieser Lacunen zu konstatieren, wie es Fig. 23 zeigt. Diese stellt ein Stück der Oberfläche der Typhlosolis des Kristallstieldarmes dar, und zwar das in dem Quer-

schnitt Fig. 24 *A* von *a*—*b* bezeichnete. Die hier ebenfalls im Querschnitt getroffene Arteria visceralis bzw. ihre direkte Fortsetzung entsendet, wie wir schon in den Fig. 7 und 8 sahen, eine Reihe von kleinen Gefäßen (*a.t.*). Diese Arterien treten in die Typhlosolis des Darmes ein und verteilen sich hier (Fig. 24 *A* u. *B*.). Dicht unter dem Cylinderepithel, das in Fig. 23 entfernt worden ist, anastomosieren die kleinen Zweiglein miteinander und bilden so in der Aufsicht zierliche Schlingen. Nach der scharfen Kante der Typhlosolis hin hören die Anastomosen auf und die Lacunen verlaufen quer zur Längserstreckung des Darmes, regelmäßig untereinander parallel über die Kante hinweg, worauf auf der andern Seite neue Anastomosen auftreten. Diese regelmäßige Anordnung der Lacunen ist aber nur auf einen ganz bestimmten Teil des Darmes beschränkt, nämlich nur auf den, wo kompaktes Bindegewebe auftritt, d. h. straffes fibrilläres Bindegewebe ohne LANGERsche Blasen. Man findet deshalb dieselben zierlichen Lacunennetze teilweise auch noch am Magen und am Enddarm (Fig. 24 *b*), nur mit dem Unterschied, daß hier die mittleren, parallelen Teile des Netzes infolge Mangels jener scharfen Typhlosoliskante fehlen und die einzelnen Gefäßmaschen auch etwas kleiner sind.

Die capillarähnliche Anordnung der Lacunen in den Mundlappen, wie sie nach LANGER und KOLLMANN vorhanden sein sollte, wird auch von THIELE zurückgewiesen. Daß die KOLLMANNschen Injektionen nur mit Vorsicht aufzunehmen sind, habe ich schon oben bei Besprechung der Verzweigungen der Art. tentacularis erwähnt. Ebensowenig lassen sich derartige Netze im Mantel nachweisen, vorausgesetzt natürlich, daß man nicht zu zähe Injektionsmasse nimmt, wobei dann nur die größeren Lacunen erfüllt werden, in die kleineren jedoch die Masse gar nicht eindringt. Da die vorliegende Arbeit jedoch in der Hauptsache nur morphologische Fragen beantworten soll, so kann auf die interessanten Verhältnisse der Lacunen untereinander sowohl als auch zu den größeren Gefäßen nicht näher eingegangen werden, zumal zurzeit im hiesigen Institut das Bindegewebe von *Anodonta* und die damit zusammenhängenden Fragen, wie Endothelauskleidung der Gefäße, besonders bearbeitet werden. Ich möchte jedoch nochmals darauf hinweisen, daß ich meine Injektionen an der Hand sowohl von histologischen Präparaten, die Herr WETEKAMP wie Herr BRÜCK so freundlich waren mir zur Verfügung zu stellen, als auch von histologischen Abbildungen der früheren Autoren immer kontrollierte. Hierdurch suchte ich zu weitgehende Schlüsse, wie sie bei Betrachtung von Injektionen allein unvermeidlich sind (vgl. LANGER), zu verhindern.

Aus dem soeben kurz skizzierten Lacunensystem des Körpers führen nun die großen Sammelvenen die Blutflüssigkeit zurück. Während auf Querschnitten die Arterien eine deutliche Epithelauskleidung zeigen, scheint diese bei den Venen entweder nur sehr schwach entwickelt oder vielleicht gar nicht vorhanden zu sein. Nach den Befunden von KEBER werden die Venen »von zahlreichen dicken und dünnen sehnigen Streifen durchzogen und durchflochten«. Desgleichen finden sich »besonders an den Teilungsstellen zarte membranöse Falten«. Die Venen machen also ganz den Eindruck von großen in die Länge gezogenen Lacunen. Rein morphologisch kann man sie sich als siebartig durchbrochene Röhren vorstellen, deren seitliche Öffnungen direkt in das lacunäre Gewebe übergehen. Die Folge davon ist, daß bei einer Injektion nicht nur die Venen selbst, sondern auch das Gewebe im ganzen Umkreis sofort mit erfüllt wird. Um das eigentliche Gefäß sichtbar zu machen, ist man gezwungen, mit Schere und Pinzette aufzupräparieren und die Injektionsmasse aus dem Gefäßlumen zu entfernen. Daß bei den auf diese rohe Weise erhaltenen Bildern Täuschungen vorkommen können, liegt auf der Hand. Man muß deshalb zur Kontrolle auch nicht injizierte Tiere heranziehen und bei ihnen die Venen verfolgen. Außerdem läßt sich wohl schon von vornherein vermuten, daß der Verlauf der Venen nicht sehr konstant sein wird. da ja schon die viel besser gegen das umliegende Bindegewebe abgegrenzten Arterien eine so große Variationsfähigkeit zeigten. Aus all diesen Gründen kann man bei den Venen nur den ungefähren Verlauf. die ungefähre Richtung angeben, was auch bei der Fig. 25 in Betracht zu ziehen ist.

Die Anordnung der Körpersammelvenen ist kurz folgende: Unter der großen Schlinge, durch die der Darm den Fuß verläßt und in den Pericardialraum eintritt, vereinigen sich die großen Sammelvenen des Körpers zu dem sogleich noch genauer zu besprechenden Sinus venosus (Fig. 25 *Sin.ven.*). Der Hauptsache nach sind es drei große Äste: ein großer unpaarer in der Medianlinie und je ein kleinerer auf jeder Körperseite. Der Hauptast, den ich seines Strombezirkes wegen Vena visceropedalis nennen möchte, teilt sich kurz vor der Vereinigung mit den beiden andern in drei ziemlich gleich starke Venen. Das vorderste dieser drei Gefäße, in Fig. 25 mit v_1 bezeichnet, sammelt das venöse Blut aus dem vorderen Teil der Geschlechtsorgane und der Muskelhaube, dem ventralen großen Leberlappen, dem Oesophagus, vorderen Schließmuskel und dem vorderen Teil des Mantels. Die mittlere Körpervene v_2 nimmt hauptsächlich das Blut des Darmkanals und der Muskel-

haube in sich auf, soweit nicht schon v_1 diese Organe in ihren Strombezirk gezogen hat. Die am weitesten nach hinten liegende Vene v_3 ist das ableitende Gefäß für den Dünndarm und den hinteren Retractor. LANGER hatte dieses Gefäß v_3 im Text nicht beschrieben und es auch nicht in seiner charakteristischen Form abgebildet. Jedoch ist es nicht ausgeschlossen, daß jenes in seiner Abbildung oben an der Dünndarmschlinge etwas sichtbare, kleine Gefäß unsrer Vene v_3

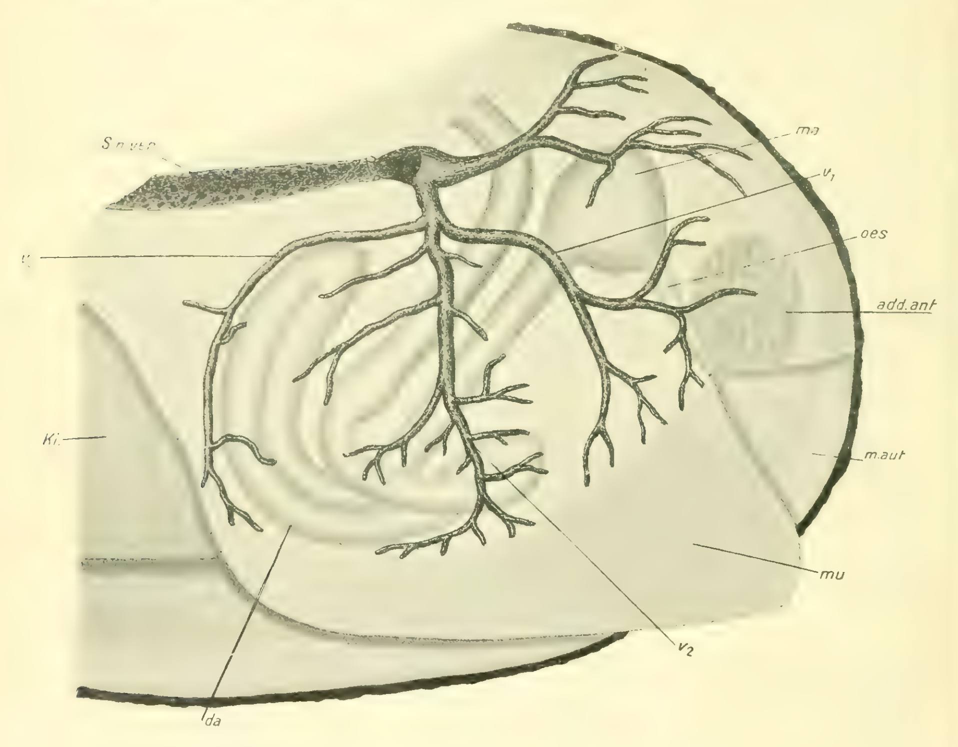


Fig. 25.

Die Venen des Fußes und des Eingeweidesackes. *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *da*, Darm; *Ki*, Kiemen; *mant*, Mantel; *ma*, Magen; *oes*, Oesophagus; *mu*, Muskelhaube des Fußes; *Sin.ven*, Sinus venosus; v_1, v_2, v_3, Venen.

entspricht. Dementsprechend hätte er dieses Gefäß nicht für so stark gehalten und es nur als ein ganz schwaches Nebenästchen der großen mittleren Körpervene v_2 angesehen. Dahingegen kannte FLEISCHMANN diese ziemlich genau in der Mitte der dorsalen Fußkante verlaufende Vene, von ihm Pedalsinus genannt. Sie findet sich auch in seiner Abbildung eines Schnittes durch die KEBERsche Klappe eingetragen. Auch in meiner Fig. 26 eines Längsschnittes und in Fig. 27

eines Querschnittes durch die KEBERsche Klappe ist dieser »Sinus pedalis« deutlich zu sehen. Weiterhin möchte ich auf die LANGERsche Darstellung der Venen in der Muskelhaube mit einigen Worten eingehen. Wie schon ausgeführt wurde, lassen sich die Venen ihres eigenartigen Baues wegen nur durch Entfernen der Injektionsmasse aus den Gefäßlumina in dem sonst ganz gleichmäßig erfüllten Gewebe darstellen. Ist das groblacunäre Gewebe an sich schon ziemlich gleichmäßig, wie wir es besonders im Fuße der *Anodonta* finden, so ist natür-

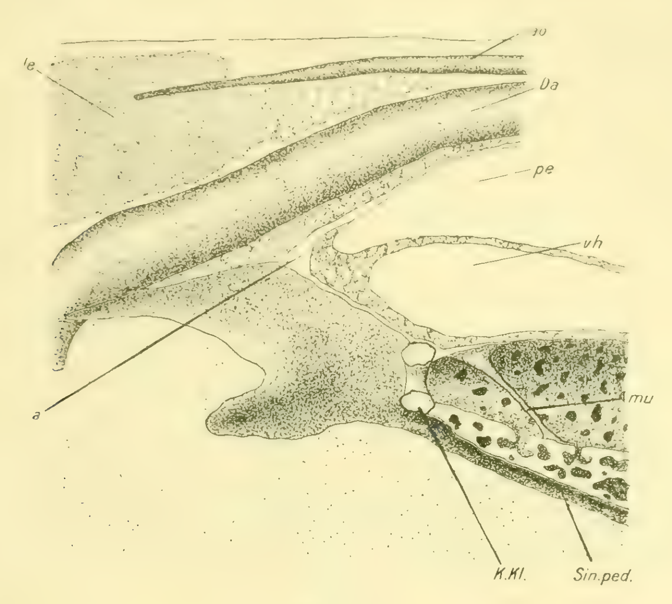


Fig. 26.

Vorderer Teil des Sinus venosus mit der KEBERschen Klappe. *ao*, vordere Aorta; *Da*, Darm; *pe*, Pericardialraum; *vh*, Vorhöhle des BOJANUSschen Organs; *Sin.ped*, große hintere Fußvene; *K.Kl*, Ringmuskel der KEBERschen Klappe; rechts davon der dorsoventrale Muskelfaden *mu*; *le*, Mitteldarmdrüse.

lich der persönlichen Ansicht des Einzelnen ein ziemlich großer Spielraum gelassen, eine in bestimmter Richtung durch Entfernen der Injektionsmasse hergestellte Furche als Vene zu bezeichnen oder nicht. Jedenfalls ist es mir nie gelungen, die größeren Venenstämme weiter als bis an die Muskelhaube zu verfolgen, da von hier ab in derselben eine allgemeine gleichmäßige lacunäre Füllung auftrat. Übrigens stehen diese Beobachtungen im vollen Einklang mit den von A. BRÜCK bei seinen Untersuchungen über die Muskulatur von *Anodonta* gemachten Erfahrungen, daß von Venen in der eigentlichen Muskelhaube

keine Rede mehr sein kann, sondern nur von besonders großen miteinander anastomosierenden Lacunen.

Von den beiden paarigen Venenstämmen, die mit der Vena visceropedalis zusammen den Truncus oder Sinus venosus bilden, verläuft je einer auf der rechten und auf der linken Seite des Körpers. Zu ihrem Strombezirk gehören der Magen, die beiden oberen Leberlappen, die unteren Schichten der Pericardialdrüse und der ganze vordere Teil des Körpers, soweit er nicht sein venöses Blut in die oben genannte Vene v_1 abgibt. Auch aus der obersten Darmschlinge strömt das venöse Blut wieder nach vorn, um sich vor der KEBERschen Klappe mit den Körpervenen zu vereinigen. Wie Fig. 26 bei *a* zeigt, tritt keine Kommunikation dieses venösen Blutes mit dem durch die obere Wandung der Nierenvorhöhle fließenden Blutes ein. Ein charakteristisches gemeinsames Merkmal dieser drei großen Sammelvenen ist, daß sie alle ziemlich nahe unter der Oberfläche des Körpers liegen und so von außen vielfach als klare durchscheinende Streifen sichtbar sind.

Die Venen des hinteren Mantelrandes, wie des hinteren Schließmuskels fallen direkt in die Blutlacunen des hinteren gekammerten Teiles des BOJANUSschen Organs, stehen aber auch mit dem hinteren Teile des Sinus venosus in Verbindung, der ja seinerseits das »Gefäßnetz« des BOJANUSschen Organs mit Blut versieht. Die speziellen Verhältnisse sollen jedoch erst in dem jetzt folgenden Abschnitt über das BOJANUSsche Organ näher besprochen werden. Die Mantelvenen, sowie ihre Verbindung mit dem Vorhof werden am besten bei der Beschreibung des Kiemenkreislaufs erwähnt werden.

2. Das Bojanussche Organ und der Sinus venosus.

Auf der Dorsalseite des Fußes zieht sich zwischen ihm und dem Pericard ein langes braunes Organ hin: das BOJANUSsche Organ oder die Nieren. An seinem vorderen Ende fast die oberste Darmschlinge erreichend, gewinnt es hinten zwischen dem Pericardium und dem hinteren Schließmuskel ganz bedeutende Höhe (s. Fig. 1 *Boj.Org.*). Das Innere dieses Organs zerfällt morphologisch in zwei Teile: dem oberen, oder die Vorhöhle, die durch den Ureter mit der Außenwelt in Verbindung steht, und dem unteren excretorisch funktionierenden Teil. Dieser Teil öffnet sich mittels der Nierenspritze in den Herzbeutel. Ein Freilegen der Niere zeigt, daß sie aus zwei nebeneinanderliegenden, vollkommen kongruent gebauten Organen zusammengesetzt ist. Diese Zweiteilung wird auch äußerlich schon dadurch dokumen-

tiert, daß von den eben genannten Öffnungen je eine an jeder Seite liegt. Weiterhin ist auch an dem kolbig aufgetriebenen, gekammerten Übergangsstück zwischen Vorhöhle und Organ, der sogenannten Nierenschleife, die Duplizität des ganzen Organs deutlich ausgesprochen. An dem vorderen Ende kommunizieren sowohl die Vorhöhlen als auch die Nierensäcke miteinander.

Auch im Innern sind Vorhöhle und Organ schon rein morphologisch voneinander zu unterscheiden. Während die erstere eine glatte innere Oberfläche besitzt, ist die Wandung des eigentlichen Organs stark in Falten gelegt. Wie histologische Untersuchungen gezeigt haben, ist die Vorhöhle in der Hauptsache nur als Ausführungsgang für das excretorisch wirkende Hauptorgan zu betrachten.

Die schon erwähnte Teilung des Bojanusschen Organs in eine rechte und eine linke Hälfte wird außer durch den hinteren Retractor noch durch den Sinus venosus bewirkt. Dieses schon von Bojanus gekannte und von ihm »Venenbehälter« genannte Organ beginnt in dem Winkel der obersten Darmschlinge unter dem Bojanusschen Organ. Es setzt sich zusammen aus der großen Vena viscero-pedalis und den beiden Leber- und Magenvenen, so daß ziemlich alles venöse Körperblut im Sinus venosus vereinigt wird. Fast gleichmäßig biegt es sich dann aufwärts und tritt zwischen die beiden Nierenschenkel ein. Öffnet man den Pericardialraum und nimmt Enddarm, Herz und Vorhöfe heraus, so sieht man von vorn etwa vom ersten Drittel der Länge des Bojanusschen Organs ab, das durch die braungrüne Färbung sofort auffällt, den Sinus venosus als dünne häutige Röhre zwischen den beiden Schenkeln der Niere liegen. Entsprechend der hinteren Aufwölbung des Bojanusschen Organs vergrößert sich auch der Sinus venosus am hinteren Retractor nach oben hin. Er ist hier jedoch nicht blind geschlossen, sondern nimmt das venöse Blut von der ventralen Seite des hinteren Schließmuskels, dem hinteren Teile des Pericards und dem Mastdarm auf.

Öffnet man den Sinus der Länge nach, so stellt sich dessen Inneres als eine Art Netz mit sehr vielen runden und ovalen Öffnungen dar. Diese Löcher, deren Größe untereinander auch wieder sehr verschieden ist, führen das Blut teils in die oberen Wände der Vorhöhlen, teils in die schon erwähnten Falten des Bojanusschen Organs. Mehrere Versuche, diese Öffnungen zu zählen, ergaben ungefähr 70—80, vielleicht auch einige mehr. Entgegen der Angabe Griesbachs, daß sie in zwei Reihen angeordnet seien, muß ich Rankins Angabe bestätigen, daß von einer regelmäßigen Anordnung nichts zu merken ist. Jedoch will

mir scheinen, daß das vordere Ende des Sinus venosus mehr Öffnungen als das hintere aufweist, indem sich ihre Anzahl nach hinten zu ganz gleichmäßig verringert.

An seinem vorderen Ende wird der Sinus venosus von einem Ringmuskel abgeschlossen, der KEBERschen Klappe (Fig. 26 u. 27). In der Aufsicht erkennt man deutlich, daß die durch die zwei muskulösen Lippen begrenzte Öffnung oval und ungefähr 2—3 mm breit ist. In

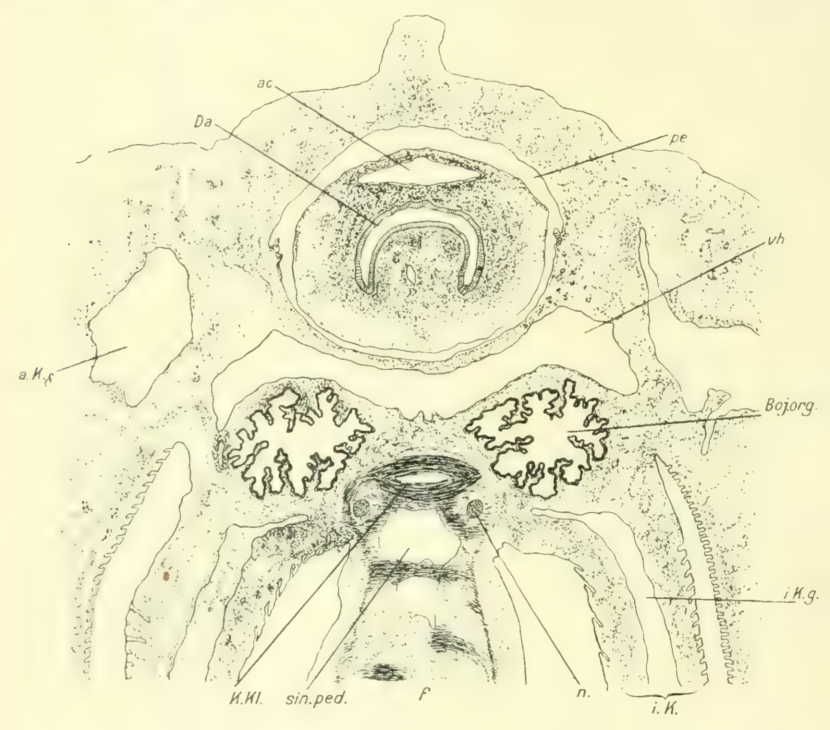


Fig. 27.

Querschnitt durch *Anodonta* in der Höhe des vorderen Teiles des Pericardialraumes. *pe*, Pericard; *Da*, Darm; *ao*, Aorta; *vh*, Vorhöhle des BOJANUSschen Organs *Boj.org.*; *K.Kl*, KEBERsche Klappe; *sin.ped*, große dorsale Fußvene; *f*, Fuß; *a.K.g*, äußerer, *i.K.g*, innerer Kiemengang; *i.K*, inneres Kiemenblatt; *n*, Cerebrovisceralkommissur.

der Fig. 26, die einen Längsschnitt durch den vorderen Teil des Sinus venosus darstellt, ist *pe* der Pericardialraum, in den der Darm *da* und die vordere Aorta *ao* eintreten. Begrenzt wird er ventral von den Vorhöhlen des BOJANUSschen Organs *vh*, das seinerseits wieder unter den Vorhöhlen liegt. Die KEBERsche Klappe *K.Kl.* schließt den Sinus venosus nach vorn ab. An der oberen Mitte ist ein ziemlich starker Muskel *mu* befestigt, der schräg nach hinten quer durch das Lumen

des Sinus venosus zieht und an dessen Grunde mit breiter Basis angeheftet ist. Der Zweck dieses »Muskelriemens«, wie sich LANGER ausdrückt, ist sicher der, die Kontraktion des Ringmuskels zu unterstützen. Indessen ist der Ringmuskel auch imstande, wie LANGER an einer lebenden Muschel festgestellt hat und FLEISCHMANN be-tätigt, nach Durchschneiden des Muskelfadens die Öffnung allein zu verschließen. In Fig. 26 bezeichnet *sin.ped.* noch die große dorsale Fußvene, *le* die Mitteldarmdrüse. Die Fig. 27 zeigt bei *K.Kl.* einen Querschnitt durch die KEBERsche Klappe.

In ihren wesentlichen Zügen war diese Klappeneinrichtung schon von KEBER, ihrem Entdecker, richtig beschrieben worden. LANGER und v. HESSLING bestätigten seine Befunde, ebenfalls FLEISCHMANN und RANKIN, von denen der erstere den bis dahin Venenschleuse genannten Apparat zu Ehren seines Entdeckers KEBERsche Klappe benannte. Seitdem ist sie mit wenigen Ausnahmen, wie z. B. ROULE, von allen Forschern wieder aufgefunden worden und für die meisten Lamellibranchier nachgewiesen. WILLEM und MINNE glaubten noch einen zweiten auf der andern Seite des Ringmuskels gelegenen Muskelfaden gefunden zu haben, doch glaube ich, daß es sich hierbei um eine Verwechslung mit einem der zahlreich das Lumen der Venen durchziehenden bindegewebigen Balken handelt.

An seinem hinteren Ende tritt der Sinus venosus durch den Spalt des hinteren Retractors und öffnet sich in eine Reihe von großen unregelmäßigen Höhlungen, die durch querverlaufende Bindegewebsstränge gebildet werden. Dieses grobmaschige Bindegewebe findet sich besonders zwischen den beiden gekammerten Schenkeln des BOJANUSschen Organs bis zum hinteren Adductor. Von hier aus entspringen die Lacunen, die sich in die Falten der Nierenschleife hineinziehen. Außer durch den Venensinus wird, wie schon erwähnt, auch noch durch die Venen des hinteren Schließmuskels, des Mastdarms und des diesen umgebenden Gewebes Blut in die genannte Fortsetzung des Sinus venosus geleitet. Diese bis zum Visceralganglion reichenden großen Blutlacunen waren schon v. RENGARTEN bekannt. Er glaubte auch am Ende des Sinus venosus eine Klappenvorrichtung gefunden zu haben, zu welcher Ansicht er wahrscheinlich dadurch gebracht wurde, daß er den Spalt des hinteren Retractors, der zugleich als Durchgang für den Sinus venosus dient, mit der vorderen Venenklappe verglich. Die andern Autoren, die sich noch über diesen Gegenstand ausgelassen haben, sind KEBER, LANGER, FLEISCHMANN, RANKIN und WILLEM. Mit Ausnahme von FLEISCHMANN gelangten die genannten

Forscher durchweg zu dem oben angeführten Ergebnis. Fleischmann dagegen glaubte ebenfalls wie v. Rengarten am hinteren Ende des Venensinus eine ähnliche Klappenvorrichtung wie am Vorderende vor sich zu haben, und dahinter einen größeren, auch das Visceralganglion

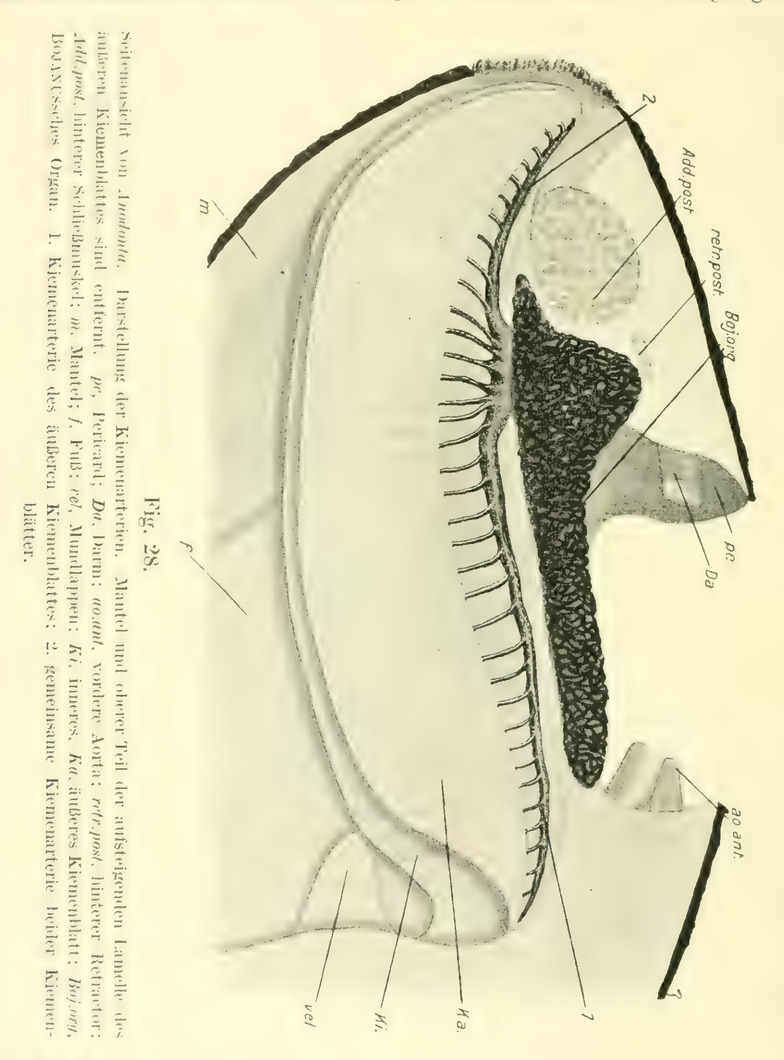


Fig. 28.

Seitenansicht von *Anodonta*. Darstellung der Kiemenarterien. Mantel und oberer Teil der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes sind entfernt. *pc*, Pericard; *Da*, Darm; *ao.ant*, vordere Aorta; *retr.post*, hinterer Retractor; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *m*, Mantel; *f*, Fuß; *vel*, Mundlappen; *Ki*, inneres, *Ka*, äußeres Kiemenblatt; *Boj.org*, Bojanussches Organ. 1. Kiemenarterie des äußeren Kiemenblattes; 2. gemeinsame Kiemenarterie beider Kiemenblätter.

umschließenden einheitlichen Sinus, den sogenannten Gangliensinus. Seiner Ansicht nach sollte der Gangliensinus dann in Funktion treten, wenn der Fuß so rasch in die Schale zurückgezogen wird, daß der Sinus venosus das zurückströmende Blut nicht mehr fassen kann. Es ströme dann in den Gangliensinus und von hier aus durch seitliche Öffnungen

in die Mantelreservoire. Diese Hypothese hat nun allerdings einen richtigen Kern, denn da sich die großen Lacunen, die ja die Fortsetzung des Sinus venosus bilden, in die Gefäßnetze der Nierenschleife öffnen, dasselbe aber auch die Mantelreservoire tun, so ist bei plötzlicher Kontraktion des Fußes sehr wohl auch ein Zurückfließen des Blutes durch die Lacunen der Nierenschleife in die Mantelreservoire

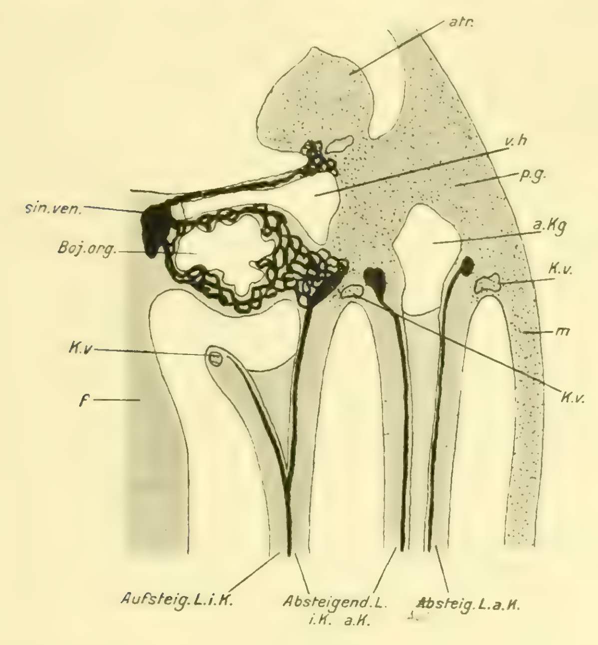


Fig. 29.

Schematischer Querschnitt durch *Anodonta* zur Darstellung der Kiemenarterien. *atr*, Atrium *vh*, Vorhöhle des BOJANUSschen Organs *Boj.org.*; *sin.ven*, Sinus venosus; *p.g*, parenchymatöses Bindegewebe; *K.v*, Kiemenvenen; *a.K.g*, äußerer Kiemengang; *m*, Mantel; *f*, Fuß; *aufst.L.i.K*, aufsteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *abst.L.i.K*, absteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *aufst.L.a.K*, aufsteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *abst.L.a.K*, absteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

hinüber möglich. Voraussetzung ist, daß der hintere Retractor bei seiner Kontraktion nicht das Volumen des Sinus venosus derart verengt, daß das Blut einen besseren Weg durch die Kiemen und die obere Vorhöhlenwand findet.

Die Falten des eigentlichen BOJANUSschen Organs, die wohl zum Zwecke der Vergrößerung der excretorischen Oberfläche entstanden, sind hohl, d. h. von Blutlacunen reichlich durchzogen. Das zu reinigende Körperblut strömt nun aus dem Sinus venosus, wie schon einmal angedeutet, durch die obere Wand der Vorhöhlen direkt in den Vorhof,

umgeht also die Kiemen; in seiner Hauptmasse jedoch benutzt es die Falten des eigentlichen Organs (Fig. 29). Ein Querschnitt durch die Muschel wie ihn Fig. 27 liefert, erläutert diese Verhältnisse sehr schön. Diese Zeichnung ist nach einem Präparat angefertigt, daß ich der Freundlichkeit des Herrn FERNAU verdanke. In dem mit *pe* bezeichneten Pericardialraum findet sich der Darm *Da* mit der darüberliegenden Aorta *ao*. Begrenzt wird der Herzbeutel auf der Ventralseite durch die Vorhöhle des BOJANUSschen Organs *vh*, die ihrerseits wieder der eigentlichen Niere *Boj.org.* aufliegt. Diese zerfällt in einen rechten und einen linken Schenkel, die durch den Sinus venosus, hier in Höhe der KEBERschen Klappe *K.Kl.* getroffen, getrennt werden. Rechts und links des Sinus venosus ziehen die Cerebrovisceralcommissuren des Nervensystems entlang *n*. In dem oberen Teil des Fußes befindet sich der Sinus pedalis *sin.ped.*, durch einige Bindegewebe und Muskelstränge geteilt. Auch sind noch die einzelnen Lamellen der Kiemen zu sehen.

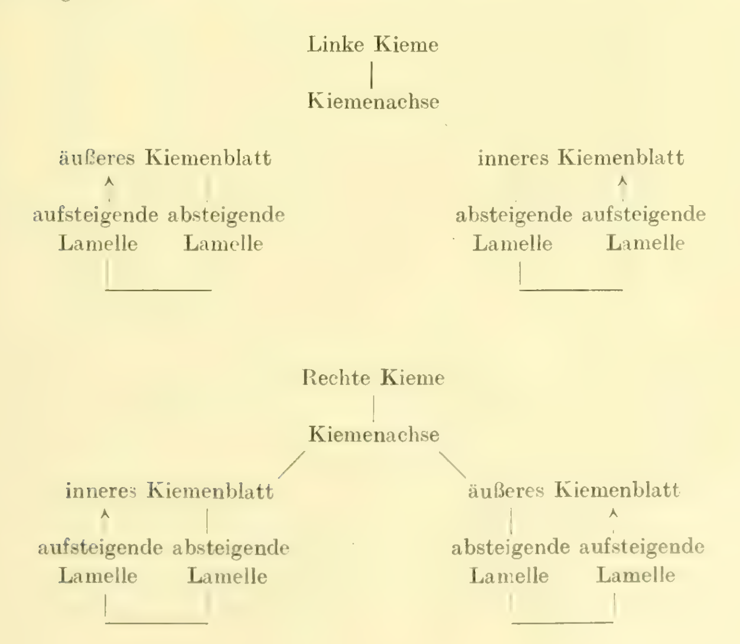
Nach dem Passieren der Falten des BOJANUSschen Organs sammelt sich das Blut mit Ausnahme des durch die obere Vorhöhlenwand fließenden Teiles in größere, von einem parenchymatösen Netz umgebenen Gefäßen, um in den Kiemenkreislauf einzutreten.

3. Der Kiemenkreislauf.

In der von den beiden Mantellappen gebildeten Mantelhöhle liegen außer dem Fuß noch jederseits zwei Kiemenblätter, von denen jedes aus zwei Lamellen besteht, die unter sich in recht komplizierter Weise verwachsen sind. Da nun der Kiemenkreislauf von *Anodonta* ohne eine genauere Kenntnis der Morphologie der Kiemen nicht zu verstehen ist, habe ich es für erforderlich gehalten, eine entsprechende morphologische Darstellung dieser Organe gewissermaßen als Einleitung vorauszuschicken. Außer der schon öfters zitierten Arbeit von LANGER muß ich noch auf die Untersuchungen von v. HESSLING, BONNET, POSENER, PECK, MÉNÉGAUX und vor allem JANSSENS als auf die für unsere Zwecke wichtigsten verweisen. Durch diese Arbeiten wurde jedoch nicht nur die Morphologie der Respirationsorgane der Najaden geklärt, sondern auch durch Aufdeckung ihrer Phylogenie die Morphologie dem Verständnis wesentlich näher gebracht. Eine für die Darstellung des Gefäßsystems in den Kiemen erforderliche morphologische Grundlage läßt sich m. E. wohl am besten an der Hand einer, wenn auch nur kurzen stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Organe geben, wie ich es im folgenden getan habe.

Bekanntlich besitzen die Protobranchier, die am tiefsten stehenden Lamellibranchiaten, noch sehr einfach gebaute Kiemen. Im wesentlichen setzen sich diese zusammen aus einer Achse, an der jederseits eine Reihe von Kiemenblättchen angeheftet ist. Gestützt werden diese Kiemenblättchen durch zwei Chitinstäbchen von ungefähr U-förmiger Gestalt. Die Anordnung dieser Stäbchen ist derart, daß jede von ihnen immer zwei Kiemen zugleich angehört, ein Verhalten, das ja auch bis zu den Eulamellibranchiaten immer wiederkehrt.

Von dieser einfachen Grundorganisation kann man nun die andern Kiemenformen sukzessive ableiten. Zuerst strecken sich die Kiemenblättchen in die Länge und werden so zu Kiemenfäden. Um eine weitere Vergrößerung der Respirationsfläche zu erzielen, biegen sich die Kiemenfäden gegenläufig um, und zwar die äußere nach außen und die innere nach innen. Dadurch daß die Kiemenfäden, jetzt auch Filamente genannt, durch seitliche Flimmerreihen miteinander in engeren Zusammenhang treten, kann man von Kiemenblättern und Kiemenlamellen sprechen. Es besteht also jede Kieme aus zwei Kiemenblättern, die sich ihrerseits wieder aus zwei Kiemenlamellen zusammensetzen. Da diese von LANG herrührende Nomenklatur ihrer Zweckmäßigkeit wegen auch im folgenden angewandt werden soll, empfiehlt es sich wohl zur besseren Orientierung das LANGsche Schema hier wiederzugeben:



Diese bei den Filibranchiern auftretenden noch ziemlich einfachen Verhältnisse erleiden beträchtliche Abwandlungen bei den Pseudo- und Eulamellibranchiaten. Bei den ersteren treten weitere Einfaltungen der Lamellen ein, und zwar derart, daß die Falten zweier Lamellen desselben Kiemenblattes sich paarweise einander gegenüberliegen. Zwischen den am weitesten eingefalteten Filamenten dieser beiden Lamellen, auch Haupt- oder Grenzfilamente genannt, entstehen nun bindegewebige Verbindungen, die sogenannten interlamellären Brücken. Durch sie wird das Innere jedes Kiemenblattes in eine Reihe dorsoventral verlaufender Fächer abgeteilt. Um den Abschluß dieser Fächer nach außen noch vollständiger zu machen und dadurch abermals eine Vergrößerung der Respirationsfläche zu erzielen, können schon bei den Pseudolamellibranchiern teilweise Verbindungen zwischen den benachbarten Filamenten ein und derselben Lamelle eintreten.

Derartige Verhältnisse führen direkt hinüber zu den Eulamellibranchiern oder echten Blattkiemern, zu denen ja auch *Anodonta* gehört. Charakteristisch für die Kiemen dieser Gruppe ist also, daß erstens die zwei Lamellen eines Kiemenblattes durch interlamelläre Brücken miteinander in Verbindung stehen und zweitens auch die Filamente ein und derselben Lamelle durch ebenfalls regelmäßig auftretende interfilamentäre Brücken miteinander verknüpft sind. Eine Flächenansicht der Kiemen ergibt dementsprechend ein feines Gitterwerk mit regelmäßigen ovalen Öffnungen. Da nun die von diesen Öffnungen ausgehenden Kanäle die Lamelle nicht rechtwinklig zu deren Oberfläche durchbohren, sondern vielfach schräg, ja sogar gewunden, so entspricht die durch die inneren Öffnungen hervorgerufene Netzzeichnung im Innern der Kiemenfächer nicht genau dem äußeren Netz sondern ist unregelmäßiger. Dieser Umstand wird uns bei der Beschreibung der respiratorischen Gefäßnetze wieder entgegentreten.

Als für unsre Zwecke wichtig wäre aus der Morphologie der Kiemen noch hervorzuheben, daß die interfilamentären Verbindungen etwas zurück oder tiefer liegen, so daß sich die Kiemenfäden als schmale lange Wülste über der Oberfläche der Kiemen quer zu deren Längserstreckung erheben. Die Filamente sind es also, die den Kiemen das fein gerippte Aussehen verleihen.

Die auch bei *Anodonta* vorhandenen »Chitin«stäbchen liegen ihrer Stammesgeschichte entsprechend in zwei Reihen in den Filamenten. Auch sie sind wesentlich bei der späteren Beschreibung des respiratorischen venösen Netzes.

Schließlich ist noch ein für die Zirkulation bedeutsamer Unterschied zwischen innerem und äußerem Kiemenblatt zu erwähnen, der wohl auf die Nebenfunktionen des äußeren Blattes als Aufbewahrungsort für die Glochidien zurückzuführen ist. Die Lamellen des äußeren Blattes besitzen nämlich sehr viel breitere interlamellare Brücken, so daß durch die Kiemenfächer die Lamellen bis zum freien unteren Ende der Kiemen hin in bedeutender Breite voneinander getrennt bleiben. Bei der inneren Kieme weichen im Gegensatz hierzu die Lamellen nur in ihrem oberen Drittel auseinander, während im unteren distalen Teil die Kiemenfächer auf einen Querschnitt zum einfachen Spalt zusammengedrückt erscheinen.

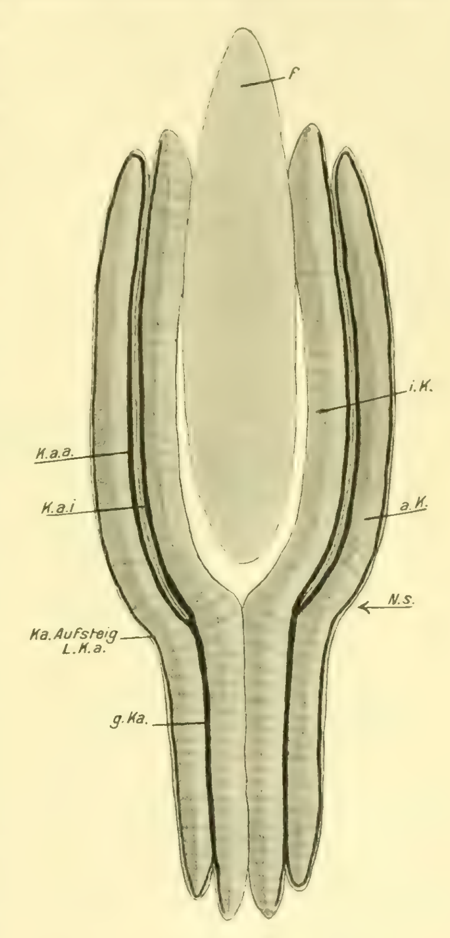


Fig. 30.
Schematische Aufsicht der Anordnung der Kiemenarterien. *f*, Fuß; *i.k*, inneres, *a.K*, äußeres Kiemenblatt; *K.a.a*, Kiemenarterie des äußeren Kiemenblattes; *K.a.i*, Kiemenarterie des inneren Kiemenblattes; *g.K.a*, gemeinsame Kiemenarterie; *K.a.aufst.L.K.a*, Kiemenarterie der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *N.s*, Gegend der Nierenschleife.

Nach diesen einleitenden morphologischen Bemerkungen können wir nun zur Beschreibung des Kiemenkreislaufs selbst übergehen. Unterhalb des Bojanusschen Organs sammelt sich nach dem Passieren von dessen Lacunen das venöse Blut in der Scheidewand der beiden Kiemengänge in einem bzw. zwei großen Längsgefäßen erster Ordnung, den großen Kiemenarterien. Das zu dem inneren Kiemenblatt gehörige Längsgefäß steht, so lange es unter dem Bojanusschen Organ entlang läuft, mit demselben in Verbindung, wie es im schematischen Querschnitt Fig. 29 zeigt. In Fig. 28 sind Herz und Vorhöfe herausgenommen, um das Gefäßnetz des Bojanusschen Organs darstellen zu können (*Boj.org.*). An der

Nierenschleife entwickelt sich in einem parenchymatösen Gewebe die große gemeinsame hintere Längsarterie (1), während der nach vorn zu verlaufende Gefäßstamm (2) nur der äußeren Kieme *Ka* angehört. Von den übrigen Bezeichnungen bedeuten *Ki* innere Kieme, *Da* der Darm, *ao.ant.* vordere Aorta. *Add.post.* hinterer Schließmuskel, *vel.* Mundlappen, *m* Mantel und *f.* Fuß, *retr.post.* hinterer Retractor.

Die Längsarterie des äußeren Kiemenblattes trennt sich von dem Gefäß des inneren in der Gegend der Nierenschleife. Wir haben infolgedessen in der vorderen Hälfte der Kiemenscheidewand zwei Arterien, im hinteren Teile nur eine gemeinsame (Fig. 30). Diese Längsgefäße sind jedoch nicht scharf abgesetzt gegen das umgebende Gewebe, sondern liegen in einem schwammigen Parenchym eingebettet, das bei Injektion mit genügend dünnflüssigen Massen stets mit erfüllt

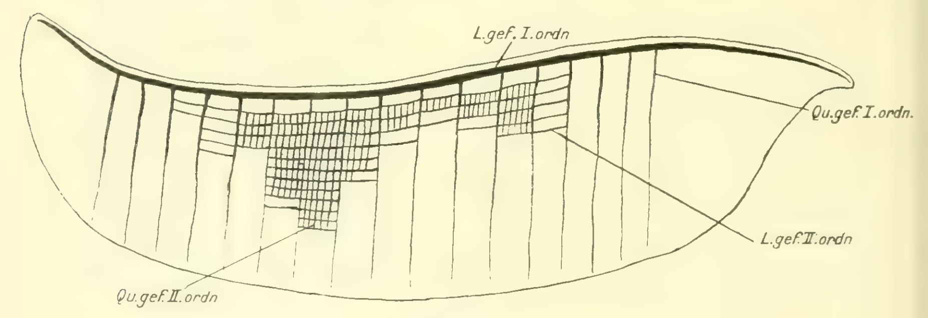


Fig. 31.

Schema der Zirculation in den Kiemen. *L.gef.I.ordn.*, Längsgefäß I. Ordnung (Sammelgefäße); *L.gef.II.ordn.*, Längsgefäß II. Ordnung; *Qu.gef.I.ordn.*, Quergefäß I. Ordnung; *Qu.gef.II.ordn.*, Quergefäß II. Ordnung.

wird. In diesem Gewebe sondern sich aus den großen Längsgefäßen erster Ordnung senkrecht hierzu und quer zu den Kiemen Quergefäße erster Ordnung ab. Je nach der Größe der Muschel ist die Zahl dieser Quergefäße verschieden. Bei einem mittelgroßen Individuum beträgt sie ungefähr 35—40. Wie auch aus dem Querschnitt Fig. 29 und dem Längsschnitt Fig. 34 hervorgeht, verlaufen sie in den interlamellaren Verbindungsbrücken. Die Quergefäße erster Ordnung der aufsteigenden Lamelle des inneren Kiemenblattes entspringen aus den Quergefäßen der absteigenden Lamelle ungefähr am Ende des obersten Drittels der Kiemen, von wo sie sich wieder nach oben wenden. Die entsprechenden Gefäße der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes entspringen aus einem Längsgefäß erster Ordnung, das aus dem Umbiegen des Längsgefäßes der absteigenden Lamelle desselben Blattes in die aufsteigende an ihrem vorderen und hinteren Ende ent-

steht. Jedoch muß ich gestehen, daß mir eine vollständige Injektion der arteriellen Gefäße dieser Kiemenlamellen nicht gelungen ist, obwohl ich die Injektion bis zu Gewebezerreißungen in der andern Lamelle durchgeführt habe. Ganz aussichtslos ist, was ich gleich nebenbei erwähnen möchte, dieser Versuch immer verlaufen bei Tieren, deren äußere Kiemenblätter mit Glochidien erfüllt sind, oder bis vor kurzem waren.

Aus diesen parallel den Filamenten verlaufenden Quergefäßen erster Ordnung zweigen sich kleine Längsgefäße zweiter Ordnung ab, die die Quergefäße untereinander verbinden. Sie entsprechen in Zahl und Verlauf genau den interfilamentären Verbindungen.

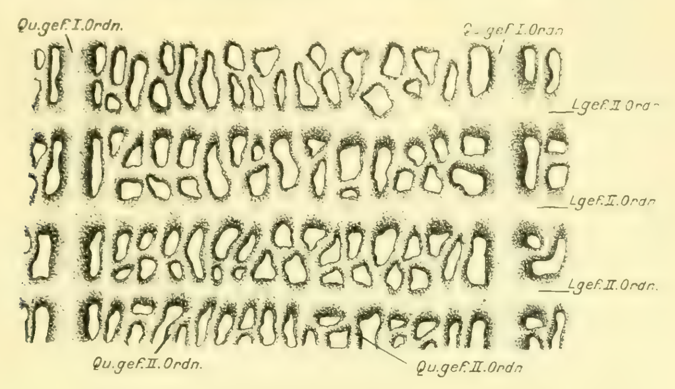


Fig. 32.

Ansicht eines Stückes des respiratorischen arteriellen Netzes der Kiemen zwischen zwei Quergefäßen I. Ordnung. *Qu.gef.I*, Quergefäße I. Ordnung; *L.gef.II*, Längsgefäße II. Ordnung; *Qu.gef.II*, Quergefäße II. Ordnung.

Dieses aus den bisher beschriebenen Gefäßen gebildete grobe Netz ist schon ziemlich lange bekannt. Als »kammartige Anastomosen« werden diese Längsgefäße zweiter Ordnung schon von Bojanus beschrieben; Treviranus (zit. nach Langer) nennt sie »längslaufende Verbindungsgefäße«, und schließlich sind sie besonders eingehend von Langer und von v. Hessling beschrieben worden. Diese Forscher vervollständigten das Bild noch insofern, als sie noch Quergefäße zweiter Ordnung hinzufügten. Ein einfaches Schema, das, wie wir noch sehen werden, auch für die Venen seine Gültigkeit behält, veranschauliche diese Verhältnisse (Fig. 31). Von den durch die Lamellen und die interlamellaren Verbindungsbrücken gebildeten Kiemenfächern führen feine mit Epithel ausgekleidete Kanälchen nach außen und dienen so der Zirkulation des Atemwassers. Wie schon oben bemerkt, sind die Mündungen dieser von Posner »Wasserkanälchen«

genannten Röhrchen im Innern sehr unregelmäßig angeordnet, im Gegensatz zur äußeren Oberfläche. Diesem Umstand entspricht auch auch das arterielle respiratorische Netz. In Fig. 32 ist ein Teil dieses Netzes dargestellt. Es sind *Qu.gef.I.Ordng.* zwei Quergefäße erster Ordnung, die durch drei Längsgefäße zweiter Ordnung *L.gef.II.Ordn.* miteinander verbunden werden. Zwischen diesen Längsgefäßen befinden sich die unregelmäßigen Anastomosen der Quergefäße zweiter Ordnung *Qu.gef.II.Ordn.* Die Lücken dieses Netzes sind also nur die inneren Öffnungen der Wasserkanälchen.

Führt man außer der Injektion der Kiemengefäße durch den Sinus venosus auch noch eine solche mit andersfarbiger Injektions-

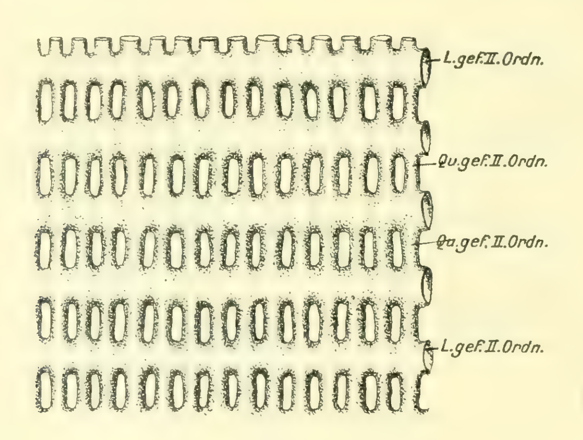


Fig. 33.

Ansicht eines Stückes des respiratorischen venösen Netzes. *L.gef.II.Ordn.*, Längsgefäße II. Ordnung; *Qu.gef.II.Ordn.*, Quergefäße II. Ordnung.

masse vom Vorhof des Herzens aus, so findet man in jeder Lamelle näher der äußeren Oberfläche ein zweites Gefäßnetz liegen, das das schon gefundene innere teilweise überdeckt: es ist das abführende arterielles Blut führende venöse Netz. In allen Stücken ähnlich wie das arterielle Netz gebaut, sind seine Maschen nur viel regelmäßiger angeordnet, entsprechend den regelmäßigen äußeren Öffnungen der »Wasserkanälchen« Fig. 33. Beide Netze jeder Lamelle, das äußere venöse und das innere arterielle, stehen durch kleine Übergangskanälchen miteinander in Verbindung. Nach den durch Injektion erhaltenen Bildern sind diese Übergangskanälchen sehr regelmäßig an die Filamente geknüpft. Fig. 34 möge diese Verhältnisse erläutern. Wir haben hier in der interlamellaren Brücke ein arterielles Quergefäß erster

Ordnung (*aI*), das in beide Lamellen die Längsgefäße zweiter Ordnung abgibt (*aII*) Die Übergangskanälchen sind hier mit *Ugef* bezeichnet. Jedoch werden wir gleich noch auf die Abweichung der durch Injektionen erhaltenen Bilder von den durch Schnitte erhaltenen zu sprechen kommen.

Schon von Rengarten konstatierte, daß in jeder Lamelle außer diesen zwei Netzen noch ein drittes existiert, und zwar in den Filamenten zwischen den »Chitin«stäbchen. Langer und v. Hessling bestätigten diese Angaben und führten den Namen »Stäbchenkanal« ein. Entsprechend dem Bau der Filamente führen diese Stäbchenkanäle quer an der Kieme herab und biegen an dem freien unteren Rande wieder nach oben in die aufsteigende Lamelle um. Mit dem darunter liegenden venösen Netz, mit dem sie durch häufige Anastomosen verbunden sind (Fig. 34), haben sie also gemeinsam, daß sie arterielles Blut führen. An ihrem oberen Ende münden sie zwischen den auseinanderweichenden und in die Nachbarfilamente umbiegenden Stäbchen in das auch die großen Venenstämme umgebende parenchymatöse Bindegewebe.

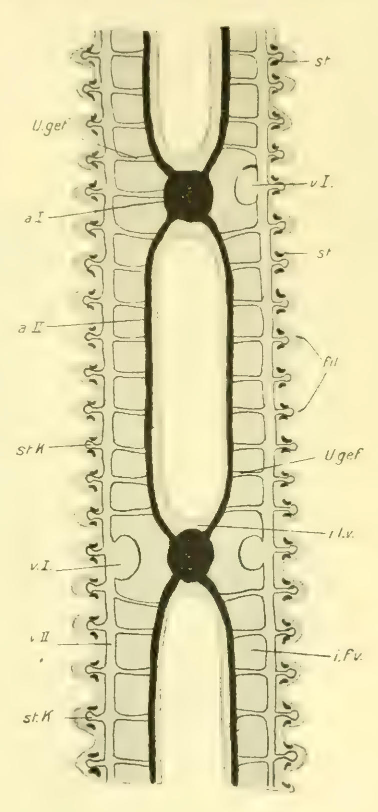


Fig. 34.

Querschnitt durch die Kiemen, um die Beziehungen des arteriellen und des venösen respiratorischen Netzes zueinander zu zeigen. *fil*, Filamente; *i.l.v.* interlamellare Verbindungen; *i.f.v*, interfilamentare Verbindungen; *st*, »Chitin«stäbchen; *a.I*, arterielles Quergefäß I. Ordnung; *a.II*, arterielles Längsgefäß II. Ordnung; *U.gef*, Übergangsgefäße vom arteriellen zum venösen Netz; *v.I*, venöses Quergefäß I. Ordnung; *v.II*, venöses Längsgefäß II. Ordnung; *st.k*, »Stäbchen«kanäle.

Entsprechend dem arteriellen inneren Gefäßnetz führen auch aus dem venösen an beiden Lamellen eines Kiemenblattes nach außen liegenden Gefäßnetz größere Quergefäße erster Ordnung das arterielle Blut den großen an der Basis der Kiemen in deren Längsrichtung verlaufenden Kiemensammelvenen zu. Wie auch aus dem Schema (Fig. 34) ersichtlich ist, braucht nicht jeder Kiemenarterie immer ein abführendes Kiemengefäß zu entsprechen, wenn es auch meist der Fall ist. Im großen

und ganzen ist jedoch die Zahl der querverlaufenden Venen ebensogroß als die der Arterien. Wie die Fig. 35 zeigt, entspricht die Anzahl der Kiemensammelvenen den Verwachsungslinien der Basis der Kiemen miteinander bzw. mit dem Mantel. Infolgedessen sind im vorderen Teil des Körpers, wo die aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemen des Fußes wegen auseinanderweichen, zweimal drei also sechs große Längsgefäße vorhanden, hinten jedoch nur fünf. Die große mittelste Vene, in Fig. 35 mit 1 bezeichnet, verläuft an der Verwachsungsnaht der aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemen entlang und teilt sich vorn in zwei Äste (1*a* und 1*b*). An den beiden Enden der Kiemen steht sie in Verbindung mit dem Gefäß 2. Dieser große Gefäßstamm muß als das eigentliche abführende Kiemengefäß bezeichnet werden, da es in der Kiemenachse entlang läuft. Wie schon oben ausgeführt, können wir doch bei den Lamellibranchiaten nur von einer rechten und einer linken Kieme sprechen, die sich nur zum Zwecke der Vergrößerung der Atmungsoberfläche nach oben umgebogen haben und so den Anschein erwecken, als seien jederseits zwei Kiemen vorhanden. Ein zweiter Grund, die Sammelvene 2 als Hauptkiemenvene zu bezeichnen ist noch darin zu sehen, daß sie allein mit dem Vorhof in direkter Verbindung steht. Als an der Basis der beiden absteigenden Lamellen befindlich, liegt sie in der Scheidewand zwischen innerem und äußerem Kiemengang. Der Über-

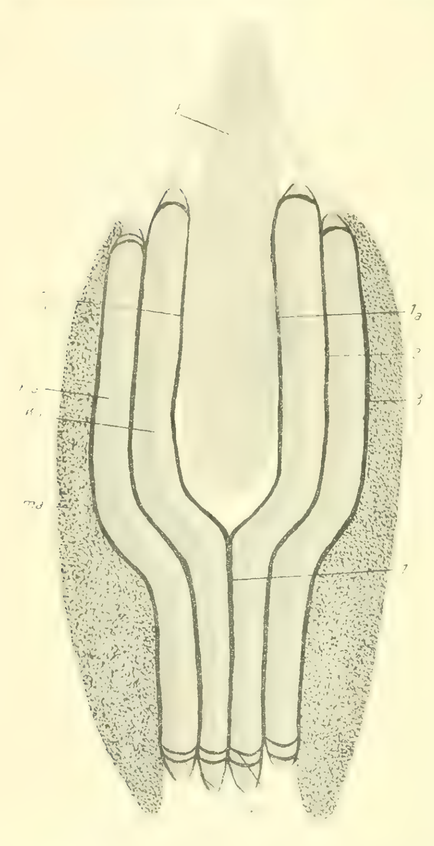


Fig. 35.

Schematische Ansicht der Anordnung der Kiemenvenen. *f*, Fuß; *ka*, äußeres, *ki*, inneres Kiemenblatt; *ma*, parenchymatöses Gewebe der Mantelreservoire. 1. gemeinsame Vene der aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter, sich nach vorn teilend in 1*a* und 1*b*; 2. Hauptvene, den absteigenden Lamellen beider Kiemenblätter gemeinsam; 3. Vene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *e.g.* Verbindungsgefäße der drei Kiemenvenen untereinander.



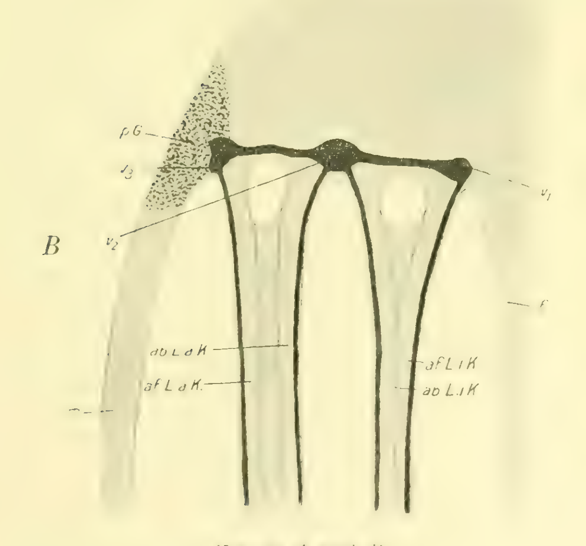


Fig. 36 A und B.

Schematische Querschnitte durch *Anodonta* zur Veranschaulichung des Verlaufs der Kiemenvenen. *pe*, Pericard; *he*, Herz mit Darm; *vh*, Vorhof; *m*, Mantel; *f*, Fuß; v_1, v_2, v_3, Sammelvenen; *p.G*, parenchymatisches Gewebe des Mantels. *a.k.g*, äußerer, *i.k.g*, innerer Kiemengang; *ab.L.a.K*, absteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *af.L.i.K*, aufsteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *ab.L.i.K*, absteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *af.L.a.K*, aufsteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

gang in den Vorhof geschieht durch ein parenchymatöses Netz, das in der Kiemenscheidewand an der Nierenschleife beginnt, so daß von hier aus bis nach dem vorderen Ende der Kiemen hin die Vene fortlaufend mit dem Vorhof in direkter Verbindung steht. Außerdem hängt dieses Netz auch mit dem schwammigen Gewebe des Mantels zusammen. Diese Verhältnisse sind auch schon von LANGER sehr richtig auf Taf. II, Fig. 8, abgebildet worden. Das dritte große Gefäß 3 verläuft an der Anheftungslinie der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes mit dem Mantel entlang. Bei nicht zu praller Injektion, d. h. wenn das Lacunenystem des Mantels nicht zu stark erfüllt ist, sieht man diese dritte Kiemenvene sehr gut, da sie dann nicht in dem erfüllten Gewebe der Mantelreservoire verschwindet (Fig. 36 *A*). Diese drei Kiemenvenen stehen durch besondere Gefäßschlingen miteinander in Kommunikation sowohl am vorderen als auch am hinteren Ende. Fig. 36 *B* gibt ebenfalls in schematischer Weise eine Vorstellung davon, indem die vorderen Venenverbindungsgefäße im Längsschnitt, die Venen selbst im Querschnitt dargestellt sind. Eine Aufsicht davon gab ja auch schon Fig. 35. Die Anzahl der Verbindungsgefäße ist verschieden, manchmal nur eins, öfters aber mehrere.

Ähnlich wie die arteriellen Längsgefäße sind auch die entsprechenden Venen in ihrer ganzen Längserstreckung von einem parenchymatösen Netze umgeben, das sich von ihnen aus leicht injizieren läßt. Venen und Arterien stehen also schon hier miteinander in Verbindung, so daß eine wenn auch geringe Menge Blut aus dem BOJANUSschen Organ unter Umgehung der eigentlichen Kiemen direkt in den Vorhof gelangt. Jedoch muß man wohl annehmen, wie auch LANGER, v. HESSLING und POSNER hervorhoben, daß hier bei der Dünne der Kiemenscheidewand, sehr wohl eine gewisse Arterisation des venösen Blutes stattfinden könne.

Die in der Aufsicht das venöse Gefäßsystem der Kiemen zeigende Fig. 37 ist so zu verstehen, daß der Mantel in seinem centralen Teile entfernt wurde. An dem hinteren stehen gebliebenen Stück erkennt man die Sammelvene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes *Ka* im Querschnitt (3). Weiterhin ist der obere Teil der äußeren Kiemen fortgenommen und gestattet so einen Einblick in die Zirkulationsverhältnisse des inneren Kiemenblattes *Ki*. Das Blut gelangt also mittels des parenchymatösen Netzes *pa.G.* in den Vorhof *vh* und von da aus ins Herz *he*. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie bei Fig. 29. Also: *pc*, Pericardialraum; *Da*, Darm; *ao.ant.*, vordere Aorta; *ao.post.*, hintere Aorta; *Add.post.*, hinterer Schließ-

muskel; *vel*. Mundlappen; *ma*. Mantel; *f*. Fuß; *retr.post*. hinterer Retractor.

Die soeben geschilderten durch Injektionen klar gelegten Zirkulationsverhältnisse in den Kiemen von *Anodonta* führte bei den ersten

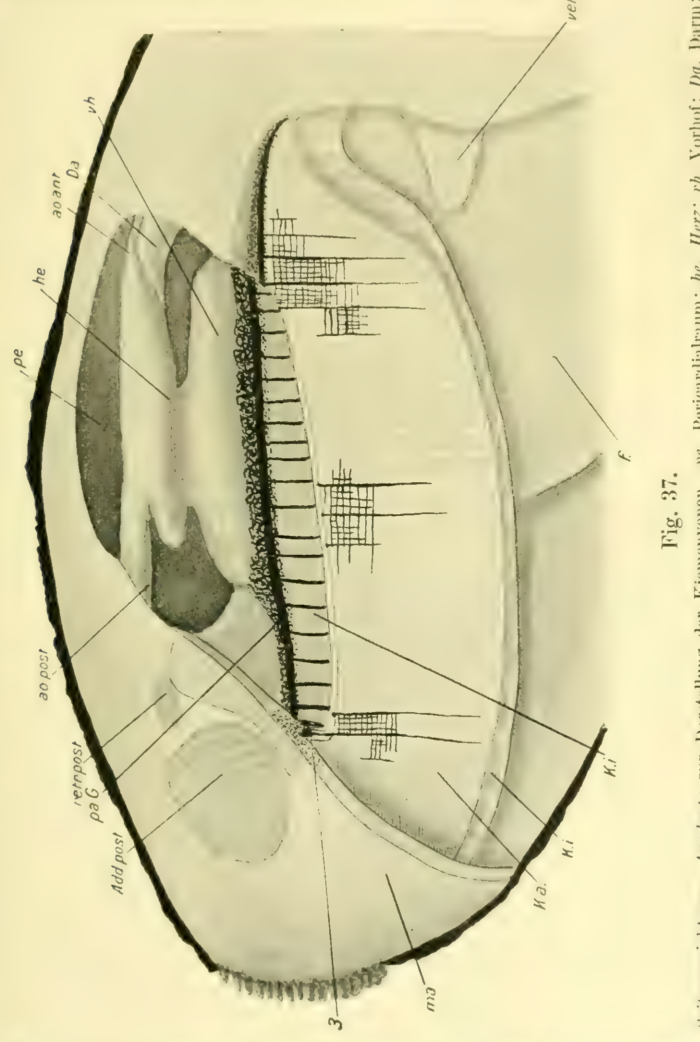


Fig. 37.

Seitenansicht von *Anodonta* zur Darstellung der Kiemenvenen. *pe*, Pericardialraum; *he*, *Herz*; *vh*, Vorhof; *Da*, Darm; *ao.ant*, vordere Aorta; *ao post*, hintere Aorta; *retr.post*, hinterer Retractor; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *vel*, Mundlappen; *ma*, Mantel; *f*, Fuß; *k.a*, äußeres, *ki*, inneres Kiemenblatt; *pa.g*, parenchymatöses Gewebe der Kiemenscheidewand mit der Hauptvene; 3. Kiemenvene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

sich hiermit beschäftigenden Forschern zu der Ansicht eines geschlossenen Blutkreislaufs, d. h. eines Kreislaufs mit Arterien, echten Capillaren und Venen. Die exstremsten Vertreter dieser Ansicht waren Langer und v. Hessling. Da aber die Ähnlichkeit der respiratorischen Netze mit echten Capillaren fast täuschend ist, so mußte der Langersche

Schluß, wie POSNER ganz richtig bemerkt, so nahe liegen, »daß man sich wundern müßte, wenn er nicht gezogen wäre«. Je mehr sich aber die histologische Technik vervollkommnete, desto mehr mußten die nun folgenden Untersuchungen der Acephalen- im besonderen der Najadenkieme zu dem Schluß kommen, daß von echten Gefäßen keine Rede sein könne, sondern nur von Lacunen. POSNER erkennt als echte Gefäße nur die Quergefäße erster Ordnung an, da in ihnen noch ein Endothel nachweisbar sei, alles übrige jedoch sei ein lacunäres Gewebe. Die »Stäbchenkanäle« wären insofern etwas abgetrennt von den übrigen Lacunen, als sie an ihrer Basis von den Stäbchen begrenzt würden. PECK steht in histologischen Fragen auf demselben Standpunkt, jedoch läßt er die Stäbchenkanäle bei *Anodonta* ganz verschwinden. JANSSENS versagt jedoch auch den Injektionen ihre Berechtigung nicht. Auf seinen Fig. 4 und 5 erkennt man bei *ief* und *iaf* die von mir als Längsgefäße zweiter Ordnung bezeichneten Anastomosen der venösen und arteriellen Netze wieder. Wenn das Trennungsgewebe beider Netze auch nach JANSSENS lacunär ist, so heben sich doch die bezeichneten Längs»gefäße« deutlich heraus. Ja sogar den von mir als Quergefäße zweiter Ordnung benannten kleinsten Anastomosen der beiden Netze räumt JANSSENS eine gewisse Existenzberechtigung wenigstens für den Winter ein. Wie schon BONNET und PECK gesehen und beschrieben haben, liegen nämlich an den interfilamentären Brücken, in denen sich also die Längsgefäße zweiter Ordnung befinden, gelb- oder braungefärbte Mineralkörnchen, die sich nach JANSSENS aus Calciumkarbonat und Calciumphosphat zusammensetzen. Die Gewebe zwischen den einzelnen Wasserporen derselben Längsreihe bleiben also frei von diesen Körnchen. JANSSENS sagt nun weiter: »Il reste ainsi entre deux pores voisins un espace lacunaire canaliforme qui constitue une sorte de canalicule sanguin qu'on pourrait nommer 'canalicule transverse'. Les petits canaux n'existent pas en été, quand les concretions sont absentes; toute la partie moyenne de la branchie est alors lacunaire.« Schließlich möchte ich auch noch auf die Regelmäßigkeit der Übergangskanälchen zwischen dem arteriellen und dem venösen Netz hinweisen. Obwohl ich gern zugebe, daß das gesamte innere Gewebe der Kieme lacunär ist, vermute ich doch, daß, in Analogie mit dem von JANSSENS beobachteten Verlauf der Längsanastomosen der Netze, auch für den Verlauf der Übergangskanälchen in den Septen eine gewisse, wenn ich mich so ausdrücken darf, Präformation vorhanden ist. Jedoch muß die Klärung dieser Sachlage besonderen histologischen Forschungen über die Kiemen der *Anodonta* vorbehalten bleiben.

4. Der Mantel und seine Zirkulationsverhältnisse.

Nachdem wir schon kurz erwähnt hatten, daß die vorderen und hinteren Teile des Mantels ihr Blut in das Bojanussche Organ abgeben, blieben noch die betreffenden Verhältnisse vom Mittelteil des Mantels zu beschreiben übrig. Löst man eine frische Muschel aus ihrer Schale, so sieht man nahe der Anheftungslinie des Mantels an der Schale eine breite durchscheinende Linie verlaufen, die sich nach vorn und hinten in dem parenchymatischen Gewebe des Mantels verliert. Injiziert man von dieser großen Lacune aus das Organ, so werden einerseits die Lacunen des Mantelrandes gefüllt, anderseits tritt aber die Injektionsmasse auch in den Vorhof über. Jene durchscheinende Linie ist also die schon Keber und Langer bekannte Kreisvene des Mantels. Was ich jedoch sofort betonen möchte ist, daß man dieses »Gefäß« absolut nicht mit der Kranzarterie (*Art.coron.pall.*) vergleichen darf. Diese ist im Gegensatz zur Kreisvene, die nur eine große Lacune darstellt, sehr gut vom umliegenden Bindegewebe abgegrenzt, was auch bei der Injektion scharf hervortritt. Eine zweite ebenso gebaute Vene findet sich häufig, aber nicht immer in der Mitte des Mantels, die innere Kreisvene. Da nun genügend dünnflüssige Injektionsmassen eine gleichmäßige Färbung und Füllung des Mantels hervorrufen, histologische Schnitte verhältnismäßig nur sehr wenig Bindegewebe zeigen, so muß man auch hier wieder zu dem Schluß kommen, daß die »Capillarnetze« Langers nur auf zu dickflüssige Injektionsmassen zurückzuführen sind, demgemäß also Kunstprodukte vorstellen.

Die ganze Blutmenge des mittleren Mantelteiles zusammen mit den oberen Venen der Pericardialdrüse vereinigt sich mit dem Blut der Kiemenvenen in dem schwammigen Bindegewebe an der Basis der Vorhöfe und strömt dann in dieselben hinein. Beim Öffnen der Vorhöfe sieht man auch auf dem Grunde zwischen den Muskel- und Bindegewebssträngen etwa 15—20 größere Öffnungen liegen. Auch kann manchmal eine größere durch mehrere kleinere Öffnungen, die dann in einer Gruppe zusammenstehen, ersetzt sein. Durch die am weitesten nach außen zu liegenden tritt das Mantelblut, durch die andern das arterielle Blut der Kiemen ein. Jedoch benutzt diese letzteren Öffnungen auch noch das aus dem Sinus venosus durch die obere Wand der Vorhöhlen des Bojanusschen Organs strömende, infolgedessen also noch venöse Blut. Diese Blutmenge zusammen mit der des Mantels bewirkt, daß wir im Herzen kein rein arterielles, sondern gemischtes Blut vorfinden.

Zum Schluß wäre noch auf eine Eigentümlichkeit des mittleren und hinteren Mantelabschnittes hinzuweisen. Es ist das die Fähigkeit, durch gewaltige Ausdehnung der Lacunen einen großen Teil des gesamten Körperblutes in sich aufzuspeichern. Die hierzu besonders geeigneten Teile werden deshalb auch als Mantelreservoire bezeichnet.

Die ersten Bemerkungen hierüher finden wir wieder bei Garner, der bei einigen Lamellibranchiaten im Mantel zwei Säcke konstatierte, die manchmal von »Gaseous fluid« erfüllt seien. Keber schreibt: »Blickt man in die Mantelhöhle einer mit Gewalt ein wenig geöffneten Muschel hinein, so sieht man, sofern die Tiere noch frisch und lebenskräftig sind, alle dem Auge wahrnehmbaren Organe turgeszierend. Insbesondere findet man oft den häutigen Teil des Mantels anscheinend blasig ausgedehnt und selbst wulstig hervortretend.« Während sich Langer hierüber gar nicht äußert, schreibt von Hessling über das Schwellgewebe des Mantels, daß bei vollständiger Füllung eine »starke Turgeszenz hervorgerufen« würde. Auch E. Ray Lankester erwähnt die Mantelreservoire. Die eingehendste Beschreibung liefert jedoch Fleischmann in seiner besonders gegen Griesbach und Kollmann und deren Theorie der Wasseraufnahme gerichteten Schrift »die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten«. Seine diesbezüglichen Worte lauten: »Der vordere Teil des Mantels zwischen dem vorderen Schließmuskel und der Leber und dem rotbraunen Mantelteil ist dünn und wenig von Flüssigkeit erfüllt; dahinter beginnt der dicke von Blut geschwellte Abschnitt, dessen Kaliber sich mehr und mehr steigert, je näher er dem hinteren Schalenschließer kommt. Die bedeutendste Turgescenz liegt unterhalb der knäuelförmigen Windungen der Niere und unter dem hinteren Schließmuskel, da dort, wo nur die Kiemen in die Mantelhöhle herabhängen, gerade am meisten Platz geboten ist, damit der Mantel sich hereinwölbe. Die Grenze des Blutreservoirs gegen den vorderen dünnen Teil des Mantels verläuft in einer gebogenen Linie, welche vom hinteren Drittel des Mantelrandes aufsteigt ungefähr gegen die Mitte der Umbonen; ihre Convexität ist nach vorn gerichtet.« Nach meinen Beobachtungen, die sich im allgemeinen mit denen Fleischmanns decken, ist die schematische Fig. 38 angefertigt. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Grenze des Mantelreservoirs mehr nach vorn zu verlagert ist. Die Dicke dieser Blutbehälter kann besonders im hinteren Teil sehr beträchtlich, bis zu 1 cm anwachsen. Die beiden Fig. 38 *A* und *B*, die Querschnitte durch die ganzen Muscheln zeigen, sind nach Objekten angefertigt, die mittels Kohlensäureschnees und Äther bei einer Temperatur von —80° C

gefroren und dann mit einer feinen Säge durchgesägt sind. Fig. *A* zeigt die Blutreservoire eines Tieres in normalen Umständen, während *B* die durch die mit Glochidien erfüllte äußere Kieme hervorgerufene Verschiebung des Dickenmaximums nach unten zu zeigt. Es bedeuten bei diesen Abbildungen *he* das Herz mit dem darinliegenden Darm, *vh* die Vorhöfe, *Boj.org.* das BOJANUSsche Organ und die darüber

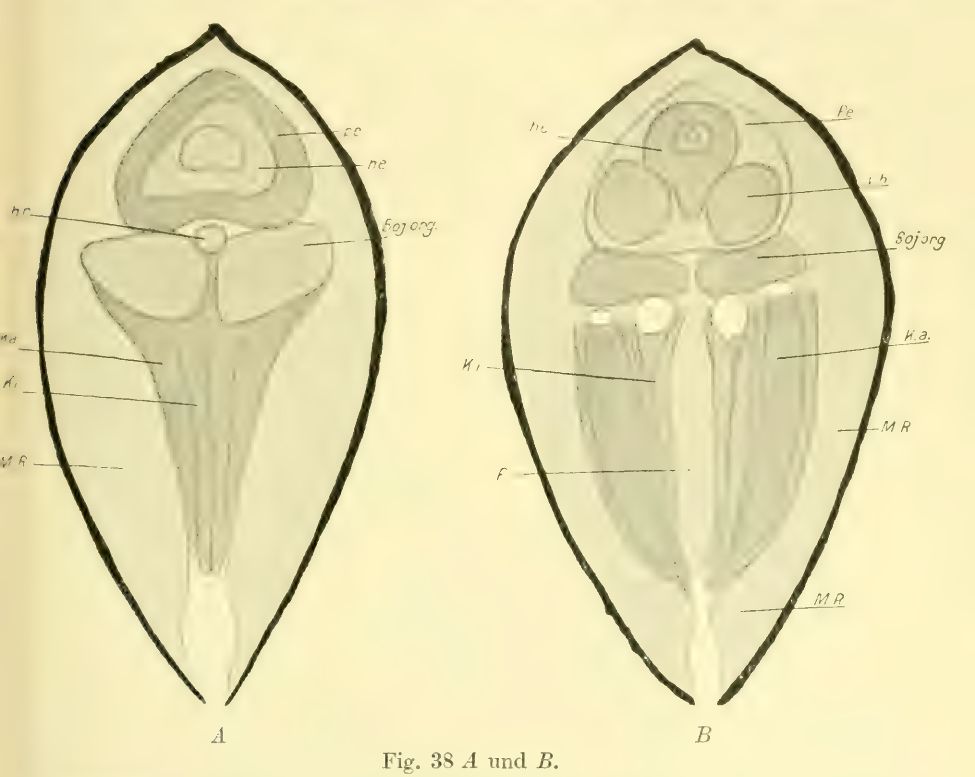


Fig. 38 *A* und *B*.

Schematische Querschnitte durch gefrorene Muscheln. *pe*, Pericardialraum; *he*, Herz mit Darm; *vh*, Vorhöfe; *Boj.org*, BOJANUSsches Organ; *h.r*, hinterer Retractor; *f*, Fuß; *ki*, inneres, *k.a*, äußeres Kiemenblatt; *m.R*, Mantelreservoire.

liegenden Vorhöhlen desselben. *f* ist der Fuß, *Ki* das innere Kiemenblatt, *Ka* das äußere, *hr* hinterer Retractor und *MR.* die Mantelreservoire.

Für einige andre Muscheln wurden die FLEISCHMANNschen Resultate bestätigt durch CUÉNOT, der die Mantelreservoire als notwendig für die Schwellung des Fußes ansieht: «Il y a simplement passage et accumulation du sang du manteau dans le pied; en ouvrant de force un Acéphale retracté on voit très bien le manteau gonflé par le sang chassé du pied (*Arca*, *Venus*, *Tapes*).»

Auch über das Fassungsvermögen dieser Blutreservoire besitzen wir einige zahlenmäßige Angaben, die ebenfalls von FLEISCHMANN herrühren. Danach verhält sich die Blutmenge in den Reservoiren zu der Blutmenge im übrigen Körper wie 1 zu 2.

Mit der Darstellung dieser Blutreservoire sind wir schon einer wichtigen Lebensfunktion der Muscheln näher getreten, auf die wir jetzt am Schlusse dieser Arbeit noch eingehen wollen: Die Schwellung des Fußes und damit die Ortsbewegung der Lamellibranchiaten.

VI. Allgemeine Blutzirkulation, Schwellung des Fußes und Bewegung der Muscheln.

Schon die ersten über das Gefäßsystem der Muscheln arbeitenden Forscher wie BOJANUS, TREVIRANUS, GARNER und MILNE-EDWARDS hatten über die Richtung und den Verlauf der Blutzirkulation in dem Körper der Lamellibranchiaten im allgemeinen ziemlich richtige Vorstellungen, wenn sie allerdings auch über die funktionelle Bedeutung gewisser, für den Kreislauf wichtiger Organe, wie z. B. des BOJANUSschen Organs, noch nicht im Klaren waren. Das Verdienst, auch in diesen Fragen durch ihre sorgfältigen Arbeiten Aufklärung gebracht zu haben, gebührt den schon oft zitierten beiden Forschern KEBER und LANGER. Nach ihnen ist der normale Kreislauf, d. h. der bei einer ungestörten ruhenden Muschel statthabende, folgender:

Durch die beiden Aorten gelangt das Blut aus dem Herzen in den Körper. Ein Teil tritt in den Mantel über und gelangt teilweise direkt wieder in den Vorhof, so daß ein Stromkreis mithin schon geschlossen wäre. Die größere Menge des Blutes dringt jedoch in den Fuß hinein. Aus dessen Lacunen sammeln es die Venen wieder und führen es in den Sinus venosus. Ein kleiner Teil des noch venösen Blutes geht nun direkt durch die obere Wand der Vorhöfe des BOJANUSschen Organs in den Vorhof und schließt so einen zweiten Stromkreis. Wiederum hat aber die Hauptmenge des Blutes einen andern Weg eingeschlagen, indem es durch die Falten des BOJANUSschen Organs den Kiemen zuströmt. Durch das Passieren der Kiemen arteriell geworden, tritt das Blut wieder in die Vorhöfe ein und der Kreislauf beginnt von neuem.

Wenn man jedoch genau vorgehen will, muß man außer den beiden bisher genannten noch einen dritten Nebenkreislauf hinzufügen. Er wird durch das gemeinsame parenchymatöse Netz der zu und abführenden Längsgefäße erster Ordnung der Kiemen hergestellt. Eine schematische Darstellung der Blutzirkulation bei den Lamellibranchiaten würde also wie Schema 39 aussehen. Da jedoch die meisten Muscheln

infolge Mangels andrer Fortbewegungsorgane mit Hilfe von abwechselnder Anschwellung und Kontraktion des Fußes sich von der Stelle bewegen, diese Schwellung aber durch Blutstauung hervorgerufen wird, so müssen natürlich besondere Modifikationen in der Richtung und Intensität des Blutkreislaufes eintreten.

Das ihnen so rätselhaft erscheinende Anschwellen des Fußes und des Mantelrandes konnte sich die Mehrzahl der oben genannten Forscher, denen sich noch K. E. von Baer, van Beneden, Delle Chiaje und Leydig anschlossen, nur erklären, durch eine absolute Volumvergrößerung des Muschelkörpers mittels Aufnahme von Wasser in das Blutgefäßsystem. Daß diese Erscheinung nur durch Blutstauung hervorgerufen werde, also nur eine Volumverschiebung des Körpers, keine Volumvergrößerung sei, findet sich zuerst bei Keber ausgesprochen. Durch seine Entdeckung der später nach ihm benannten Klappe am Anfangsteil des Sinus venosus hatte auch er ja erst das mechanische Hilfsmittel für eine Blutstauung in den Händen. Trotzdem bestand die Ansicht von einer Wasseraufnahme in das Blut noch weiter fort und fand ihre kräftigsten Vertreter in Langer, v. Hessling, Agassiz, Kollmann und vor allem Griesbach. Die Wasseraufnahme sollte stattfinden entweder durch das Bojanussche Organ und die Pericardialdrüse oder durch Intercellulargänge oder durch besondere Öffnungen in der Schneide des Fußes, den sogenannten Pori aquiferi.

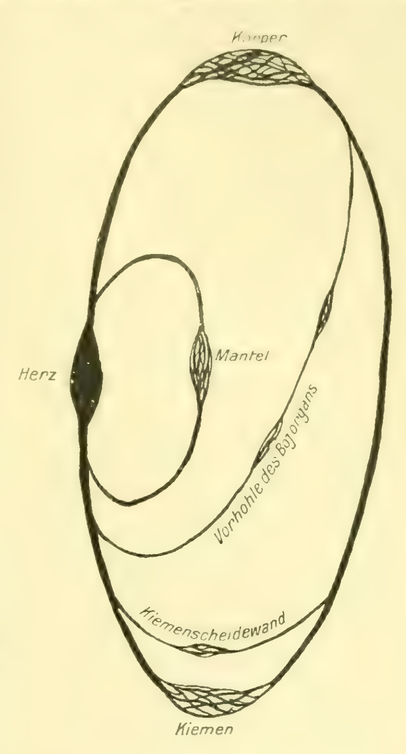


Fig. 39.
Schema des Blutkreislaufs von *Anodonta*. Ein Hauptkreislauf. Drei Nebenkreisläufe.

Nachdem schon von verschiedenen Forschern wie Carrière, Barrois und Cattie aus histologischen Gründen die Theorie der Wasseraufnahme angegriffen war, wurde ihre völlige Unhaltbarkeit am schärfsten von Fleischmann nachgewiesen. In seiner schon zitierten Arbeit: »Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten« betrachtet er be-

sonders von der mechanischen und physiologischen Seite her die Wasseraufnahme, und stellt am Schluß eine genaue Theorie der Schwellung durch Ansammeln von Blut in dem betreffenden Organ auf.

Nach ihm spielt sich der Vorgang in der Art ab, daß nach Schluß der Venenklappe »das Herz mit größerer Volumenausdehnung zu pulsieren beginnt.« Dadurch staut sich das Blut in den Fußlacunen und treibt im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Erschlaffung der Längsmuskeln und Kontraktion der Quermuskulatur den Fuß aus der Schale hervor. Das zur Schwellung nötige Blut soll vom Herzen aus den Mantelreservoiren gewissermaßen herbeigesaugt werden. Indessen ist durch den Turgor kein Stillstand der Zirkulation eingetreten, sondern der Nebenkreislauf des Mantels bleibt in Tätigkeit. Außerdem sind aber auch die Kiemen noch in einer wenn auch freilich verminderten Tätigkeit, da ja das Blut aus dem hinteren Mantelteil durch die Netze der Nierenschleife und von da in die Kiemen strömt. Ferner tritt von Zeit zu Zeit eine Bluterneuerung auch im geschwellt bleibenden Fuß ein, indem sich die KEBERsche Klappe hin und wieder ein wenig öffnet. Durch leichtes Einziehen des Fußes ist dieser Vorgang auch äußerlich sichtbar. Stärkere Pulsation des Herzens bewirkt gleich darauf, daß der Fuß wieder vollkommen ausgestreckt wird. Es kann so »manchmal eine Muschel stundenlang ohne jede Bewegung mit ausgestrecktem Fuß in Ruhe verharren«.

In einer zwei Jahre später erschienenen Arbeit über die Wasseraufnahme bei den Mollusken bekräftigt FLEISCHMANN nochmals seine Ansicht, gibt aber einen Fall von wirklicher Wasseraufnahme zu. Und zwar handelt es sich um einen von SCHIEMENZ beobachteten Fall bei *Natica Josephina*, der auch bis heute der einzige seiner Art geblieben ist. Allerdings ist hier ein vom Blutgefäßsystem vollständig isoliertes besonderes Wassergefäßsystem vorhanden. Außer der durch das rhythmische Öffnen der KEBERschen Klappe bewirkten Bluterneuerung gestattet nach FLEISCHMANN vielleicht auch die durch die Schwellung sehr verdünnte Wandung des Fußes einen Gasaustausch zwischen dem Blut und dem umgebenden Wasser.

RANKIN bestätigt in seiner Arbeit über das BOJANUSsche Organ der Teichmuschel die Befunde FLEISCHMANNS durchaus, zieht jedoch noch die beiden Aortenklappen in den Kreis seiner Beobachtungen. Darnach soll die hintere Aortenklappe bei der Ausdehnung des Fußes eine wichtige Rolle insofern spielen, als sie geschlossen bleibt und dadurch das Blut zwingt, durch die vordere Aorta in den Fuß zu strömen. Kontrahiert sich nun der Fuß, so schließt sich die vordere Aorten-

klappe ganz automatisch, indem das rückströmende Blut die Klappenmembran rings an die Wände andrückt. Es wird so ein Rückwärtseinströmen des Blutes in das Herz vermieden. Gleichzeitig sind die KEBERsche Klappe und die hintere Aortenklappe geöffnet. Das Blut strömt aus dem Sinus venosus auf den bekannten Wegen ins Herz und, da ja die vordere Aorta versperrt ist, durch die hintere Aorta in die Mantelreservoire.

Der nächste, die Mechanik der Schwellung des Muschelfußes untersuchende Forscher, ist MÉNÉGAUX. Auch er stellt sich in allen Punkten auf die Seite FLEISCHMANNS: «Quand l'animal veut étendre son pied, les faisceaux musculaires longitudinaux se relâchent, en même temps que les faisceaux transversaux de la masse viscérale se contractent et chassent le sang dans les lacunes pédieuses. Le cœur, battant avec plus de force, envoie du sang dans l'artère pedieuse.»

Diese mehr oder weniger spekulativen Theorien über die zur Turgeszenz führenden Blutbewegungen wurden auf experimentellem Wege im Jahre 1899 von den beiden belgischen Forschern WILLEM und MINNE kritisch untersucht. Das Ergebnis war ein durchaus andres, als wie bisher vermutet wurde.

Um eine sichere Grundlage für die Mechanik des ganzen Vorganges zu erhalten, bestimmten sie vor allem den Druck des Blutes im Herzen von *Anodonta* und kamen zu dem überraschenden Ergebnis, daß «la pression sanguine, dans un cas type, correspondant à 4 contractions par minute, a été trouvé de 1 centimètre d'eau à la fin de la diastole et des $3^1/_2$ centimètre au maximum systolique», also ein derartig niederer Druck, wie er nicht einmal bei andern Mollusken wiederkehrt. FLEISCHMANN und MÉNÉGAUX ließen beide nach Erschlaffung der Körperlängsmuskulatur und Kontraktion der Quermuskeln das Herz schneller und stärker arbeiten und so durch Einpressen des Blutes in den Fuß die Schwellung eintreten. Nach WILLEM und MINNE ist dies jedoch deshalb unmöglich, weil 1. der Druck im Herzen zu gering ist und 2. im Augenblick der Schwellung ein hoher Druck in der vorderen Aorta und im Ventrikel herrschen müßte. Es tritt jedoch direkt das Gegenteil ein, wie die von den beiden Forschern aufgenommenen Druckkurven über die Druckabnahme im Herzen während der Schwellung des Fußes zeigen.

«Le gonflement du pied est dû non pas à l'activité du cœur mais au relâchement élastique des tissus auparavant contractés.»

Die schon von FLEISCHMANN angeführten spontanen Kontraktionen des Fußes sollen nach WILLEM auf Kontraktionen des hinteren

Retractors zurückzuführen sein. Der Zweck dieser Bewegung ist der, die Tätigkeit des Herzens zu unterstützen. Außerdem soll gleichzeitig die KEBERsche Klappe geschlossen werden und durch diese beiden Vorgänge alles Blut aus dem Sinus venosus und dem BOJANUSschen Organ in die Kiemen getrieben werden und so die geringe Blutmenge im Herzen erhöht werden.

Diese neue Theorie der Schwellung des Fußes hat vor den älteren vor allem den Vorzug, daß sie sich auf exakten Messungen aufbaut. Und in der Tat sind bisher Einwände gegen sie nicht erhoben worden.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das gütige Interesse, das er allzeit dieser Arbeit entgegengebracht hat, deren Ausführung auch auf seine Anregung zurückzuführen ist. Desgleichen möchte ich Herrn Priv.-Doz. Dr. W. HARMS ebenfalls für die freundliche Unterstützung, die er mir zuteil werden ließ, vielmals danken.

Marburg, im Februar 1913.

Literaturverzeichnis.

1. AGASSIZ, Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. 1857.
2. TH. BARROIS, Les pori aquiferi et les ouvertures des glandes byssogènes à la surface du pied des Lamellibr. Lille 1883.
3. — Sur l'introduction de l'eau dans le système circulatoire des Lamellibr. et sur l'anatomie des Lucinides. Lille 1884.
4. — Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibr. Lille 1885.
5. R. S. BERGH, Beiträge zur vergleichenden Histologie. Aus dem histol.-embryol. Institut zu Kopenhagen. Anat. Hefte. I. Abt. Hft. 31. (Bd. X, Hft. 1). 1898.
6. L. BOJANUS, Sendschreiben an Herrn Chev. G. DE CUVIER. Isis. Bd. IV. 1819.
7. H. BOLTZMANN, Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibr. Wien, Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XVI. Hft. 2. 1906.
8. BONNET, Bau und Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb. 1876.
9. J. CARRIÈRE, Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibr. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
10. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
11. J. TH. CATTIE, Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.

12. L. CUÉNOT, Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. 2ième partie. Invertébrés. Not. prélim. Arch. Zool. Exp. T. V. 1888.
13. — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2ième partie. Invertébrés. Arch. Zool. Exp. T. IX. 1891.
14. DOGIEL, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
15. A. FLEISCHMANN, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
16. — Die Wasseraufnahme der Mollusken. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.
17. W. FLEMMING, Über Bindesubstanz und Gefäßwandung der Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1871.
18. — Bemerk. hinsichtlich der Blutbahnen und Bindesubstanzen bei Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
19. GARNER, On the anatomy of the Lamellibranchiate conchifera. 1841.
20. H. GRIESBACH, Über den Bau des BOJANUSschen Organs der Teichmuschel. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 43. I. 1877.
21. — Über die Gefäßwandung und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1882.
22. — Bemerkungen zur Injektionstechnik bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
23. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.
24. — Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.
25. — Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 8. 1885.
26. — Über Wasseraufnahme bei den Mollusken. Tageblatt d. 58. Vers. d. Naturf. u. Ärzte. Diskussion von CARRIÈRE u. ZIEGLER. 1885.
27. C. GROBBEN, Über die Pericardialdrüse der Lamellibr. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VII. 1888.
28. — Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibr. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1891.
29. F. GUTHEIL, Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.
30. R. HANITSCH, Die Wasseraufnahme bei Cyclas und Anodonta. Inaug.-Diss. Jena. 1884.
31. VON HESSLING, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1856.
32. BR. HOFER, Über die Lähmung des Hydroxylamins auf die kontractilen Elemente. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. VII. 1890.
33. FR. JANSSENS, Les branchies des Acéphales. La Cellule. T. IX. 1893.
34. E. YUNG, Relations hypothétiques entre le sang des Lamellibr. et le milieu ambiant. Verh. Schweiz. Nat. Gesellsch. Frauenfeld. Jahrg. 70. 1887.
35. KEBER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.
36. J. KOLLMANN, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibr., Aplysien und und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
37. — Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

38. J. Kollmann, Über Verbindungen zwischen Cölom und Nephridien. Festschr. z. 300jähr. Best. Univ. Würzburg gewidmet von der Univ. Basel. 1882.
39. — Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamellibr. und Gastropoden. Verh. Naturf. Gesellschaft Basel. 7. Teil. 2. Hft. 1883.
40. A. Lang, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Aufl. Mollusca.
41. Langer, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. 2 Teile. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. VIII (1854). Bd. XII. (1856).
42. E. Ray Lankester, The supposed taking in and shedding out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.
43. — The Coelom and the vascular system of Mollusca and Arthropoda. Nature. Vol. XXXVII. 1888.
44. — Notes on the coelom and the vascular system of Mollusca and Arthropoda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIV. 1893.
45. Fr. v. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
46. — Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Tierkörpers. Bonn 1885.
47. A. Ménégaux, Contributions à l'étude de la Turgescence chez les Bivalves siphonés et asiphonés. Bull. Soc. Zool. France. T. XIV. 1889.
48. — De la Turgescence chez les Lamellibranches. Compt. Rend. T. CVIII. 1889.
49. — Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèse. Besançon 1890.
50. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comp. Vol. III. 1848.
51. H. Peck, The minute Structure of the Gills of Lamellibranchiate Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XVII. 1877.
52. Posner, Über den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. T. XI. 1875.
53. C. Rabl, Bemerkungen über den Bau der Najadenkieme. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877.
54. W. M. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel (An. cygnea Lam.). Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXIV. 1890.
55. von Rengarten, De Anodontae vasorum systemate. Diss. Inaug. Dorpat. 1853.
56. L. Roule, Sur quelques particularités histologiques des Mollusques acéphales. Compt. Rend. T. CIII. 1886.
57. — Recherches histologiques sur les Moll. lamellibr. Journ. Anat. et Phys. Paris. 23ième année. 1887.
58. Sabatier, Anatomie de la moule commune. Ann. des Sc. nat. 6ième série. T. V. 1877.
59. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiern und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
60. — Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibr. und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). 2. Teil. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII. 1887.

61. P. Schüler, Über die Beziehungen der kavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu den Blutgefäßen. Dissertation. Halle 1885.
62. A. Schuberg, Zoologisches Praktikum. Bd. I. Leipzig 1910.
63. A. Theiler, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca. Jenaische Zeitschr. Nat. Bd. XLII. 1906.
64. Joh. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
65. Tourenc, Sur le système circulatoire du Dreissenssia polymorpha. Compt. Rend. T. CXVIII. 1894.

Die Embryonalentwicklung des Lineus ruber Müll.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen.

Von

Prof. Dr. **Józef Nusbaum** und Dr. **Mieczyslaw Oxner.**

Zool. Inst. Lemberg. Oceanogr. Mus. Monaco.

Mit Tafel I—VIII.

Inhalt.

Einleitung.

Die Embryologie der Nemertinen wurde schon von einer großen Anzahl von Forschern studiert. Wir erinnern nur an die älteren Arbeiten von J. Müller (1847, 1854), Desor (1848), Busch (1851), Max Schultze

(1851, 1853), Gegenbaur (1851), Krohn (1858), Leuckart u. Pagenstecher (1858), Van Beneden (1861), Keferstein (1862), Claparède (1863), Metschnikoff (1869 u. 1872), Bütschli (1873), MacIntosh (1873—74), Marion (1874), Dieck (1874), A. A. W. Hubrecht (1874), J. Barrois (1877), C. K. Hoffmann (1877), Salensky (1883, 1884) und Oudemans (1885) und dann an die neueren von A. A. W. Hubrecht (1885, 1886), Coë (1899), Bürger (1894 u. 1895), Arnold (1898), Salensky (1886, 1909), Lebedinsky (1897), E. u. C. B. Wilson (1900, 1903), Yatsu (1904, 1907), Zeleny (1904) und die neueste schöne Arbeit von Salensky (1912). Trotzdem aber, daß so zahlreiche und unter denselben viele so hervorragende Forscher die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen untersucht haben, blieben noch manche sehr wichtige Punkte unerklärt. Wir sind z. B. noch im Unklaren, wie das Mesoderm entsteht und besonders, von welchen Blastomeren es entspringt, wie überhaupt die Furchung vor sich geht, wie sich in manchen Hinsichten der Blastopor verhält im Verhältnis zum bleibenden Munde, von welchem Ursprunge der Vorderdarm ist und zwar bei den Formen, die sich nach dem Desorschen Typus entwickeln, indem die betreffenden Verhältnisse nur bei der *Pilidium*-Larve in ganz befriedigender Art und Weise neulich von Salensky (1912) beschrieben worden sind, und weiter, wie die Entwicklung mancher andren Organe vor sich geht? Mit einem Worte, wir stehen noch vor einer Anzahl wichtiger Probleme, die eine Lösung erwarten.

Indem wir in einer Reihe (36—43, 48—50) von Arbeiten manche allgemein-biologische Erscheinungen bei den Lineiden zu eruieren versuchten, und zwar die hier höchst interessanten Phaenomene der Restitution, welche uns zu sehr interessanten und ganz unerwarteten Resultaten (z. B. die Ausbildung des ganzen Darmes des Regenerates aus den Wanderzellen des Parenchyms) führten, wie auch die Erscheinungen der Inanitionswirkung mit einer merkwürdigen Involution verbunden, untersucht und beschrieben haben, haben wir auch beschlossen, die Embryologie des *Lineus ruber* näher zu untersuchen und zwar nicht nur deswegen, weil in dieser Hinsicht noch viel zu lösen blieb, vielmehr aber auch deshalb, weil manche hier zu lösende Probleme (z. B. die Entstehung des Parenchyms) sich mit unsern Untersuchungen über die Restitution auf das innigste verbinden. Die sehr schwierigen, mehr als 2 Jahre dauernden Untersuchungen übergeben wir jetzt der Öffentlichkeit.

In den Wintermonaten von 1910/11, 1911/12 und 1912/13 wurde uns das lebendige Material in einer sehr zweckmäßigen Weise von dem

Fischer Henri Cozic in Roscoff zugeschickt. In diesen 3 Jahren hatten wir über 3000 gut ausgewachsene Individuen von *L. ruber*, welche uns 352 schöne Eischnüre abgelegt hatten; jede Schnur enthielt mehrere Hunderte von Eiern. Da jede Schnur 1—7 cm lang ist, so konnten wir von den längeren Schnüren in verschiedenen abgemessenen Zeitintervallen jedesmal ein Stückchen abschneiden. Auf diese Weise bekamen wir aus derselben Schnur Eier auf verschiedenen Entwicklungsstadien.

Wir können nicht umhin Herrn Prof. Yves Delage, Direktor der Biolog. Station in Roscoff, unsern herzlichsten und verbindlichsten Dank auszusprechen für das reiche lebende Material, das er uns zusenden ließ.

I. Methoden der Untersuchung.

Lineus ruber legt bekanntlich die Eier in Schnüren oder Klumpen ab, die eine verschiedene Größe zeigen und aus einer schleimig gallertigen Substanz bestehen, in welcher die Eierfläschchen oder Eierkölbchen liegen. Wir konnten größere Eischnüre mit gelblichen und viel kleinere mit weißlichen Eiern unterscheiden. In der Entwicklung der einen und andern haben wir gar keine Unterschiede nachweisen können. Die weißen Eier werden in kleineren, dünneren Eischnüren, die gelben dagegen in größeren (bis 7 cm lang) dickeren Eischnüren abgelegt. Die kleinen Eischnüre bestehen aus wenig Schleim, der ziemlich resistent und etwas opak aussieht. Die gelben Eier sind dagegen in ungemein viel Schleim, der eine gallertige, klebrige Konsistenz besitzt, eingehüllt. In den kleinen Eischnüren sind in jedem Eikölbchen zwei bis acht eingeschlossen, in den großen Eischnüren (mit gelben Eiern) sind meistens nur zwei bis vier Eier in jedem Eikölbchen vorhanden, selten mehr. In diesen letzteren entwickeln sich meistens alle im Kölbchen vorhandenen Eier.

Einen Teil des Materials konservierten wir auf die Weise, daß wir die Eischnüre oder Eiklumpen in kleine Stückchen zerschnitten und dieselben in Fixierungsflüssigkeit eingelegt haben. Es erwies sich aber, daß eine solche Methode in vielen Fällen nicht befriedigend war; in vielen Fällen konnten wir zwar gute Schnitte von diesen Eischnurfragmenten bekommen um die Eier zu studieren, aber in der Mehrzahl der Fälle, besonders in frühen Entwicklungsstadien, infolge einer sehr ungleichmäßigen Erhärtung von verschiedenen Teilen des Objektes (die gallertige Substanz wurde nämlich viel härter, als die Eier selbst) schneiden sich die Objekte nicht gut und selbst die Fixie-

rung der Eier erfolgt nicht immer in ganz befriedigender Weise. Am besten ist es deshalb, aus den Eischnüren die Eierkölbchen auszupräparieren oder noch außerdem die Eier und Embryonen aus den künstlich sehr vorsichtig zerrissenen Eierkölbchen zu befreien und dieselben dann zu fixiren. Diese Arbeit ist mühevoll, aber die Resultate sind dabei viel besser. Wir haben das Material verschiedenartig fixiert: in Sublimat mit Ac. acet. glac., in der BOUINschen Flüssigkeit, in Formol, in der FLEMMINGschen Flüssigkeit. Am zweckmäßigsten erwies sich in den etwas späteren Entwicklungsstadien Sublimat mit Essigsäure, dagegen in den allerfrühesten (Segmentation) die FLEMMINGsche Flüssigkeit, obwohl auch die letztere einige nicht unwichtige Nachteile hat. Und zwar, da die Eier äußerst chromatinarm sind und dabei nach der Fixierung in FLEMMINGscher Flüssigkeit das Chromatin in unsern Objekten fast gänzlich ihre Färbbarkeit einbüßt, kann man in den mit der FLEMMINGschen Flüssigkeit fixierten Eiern keine befriedigende Färbung der Kerne bekommen. Wir haben uns viel Mühe gegeben, um eine gute Färbung der mit der FLEMMINGschen Flüssigkeit fixierten Eier zu erhalten; wir haben mit den üblichen Methoden die Osmiumsäure aus dem Präparate nachträglich entfernt, zur Färbung Eisenhämatoxylin, Safranin, Hämatein nach APATHY, Hämatoxylin, Paracarmin, Boraxcarmin usw. versucht, aber niemals erhielten wir befriedigende Kernfärbung; in dem Materiale aus Sublimat oder aus der BOUINschen Flüssigkeit färbten sich aber immer mit allen diesen Tinktionsmitteln die Kerne ganz gut. Dessen ungeachtet, da die in der FLEMMINGschen Flüssigkeit fixierten Eier sehr gut fixiert waren und sich sehr gut schneiden ließen, waren für uns die betreffenden Präparate sehr nützlich, obwohl in denselben die Kerne zum größten Teil als ungefärbte, helle, jedoch gut kontourierte Körper zum Vorschein kamen. An solchen Präparaten waren aber die Blastomerengrenzen sehr distinkt zu sehen und somit zur Lösung vieler Fragen vervollständigten sich miteinander die Präparate aus dem verschiedenartig fixiertem Materiale. Die in Paraffin eingebetteten Präparate haben wir mittels des MINOTschen Mikromotoms oder des WED. C. VAN DER STADschen Mikrotoms in Schnitte zu 5—6 μ Dicke zerlegt.

Um die Verhältnisse der Furchung zu studieren, mußten wir die Eier in toto untersuchen. Zu diesem Zwecke haben wir teilweise ganz frische, frei gewordene Eier untersucht, was sich aber infolge einer nicht genügenden Durchsichtigkeit der Eier nicht ganz zweckmäßig erwies, teilweise aber untersuchten wir die vorher fixierten und gehärteten Eier in Xylol oder Oleum caryophyllaei oder in Bergamotoel

oder endlich in Kreosot. Die hell und durchsichtig gewordenen Eier ließen uns auf diese Weise viele Einzelheiten im Furchungsprozesse untersuchen. Die Eierchen, unter dem Deckgläschen in einer der erwähnten Flüssigkeiten liegend, konnten bei Berührung des Deckgläschens verschiedenartig umgekehrt werden und somit waren wir imstande, die Objekte von verschiedenen Seiten zu untersuchen. Besonders Eier, die vorher in toto (z. B. mit Paracarmin, Boraxcarmin) gefärbt worden sind, gaben uns schöne Resultate bei dieser Untersuchung in einer der erwähnten Flüssigkeiten. Solche in toto untersuchte Eier haben wir dann mit Schnitten kontrolliert. Wir haben uns außerdem Modelle aus Modellierton konstruiert und dieselben mit den Eierchen in verschiedenen Lagen und mit den Schnitten verglichen und kontrolliert, um auf diesem Wege sichere Resultate über die Art und Weise der Furchung zu bekommen.

II. Reifungserscheinungen, Befruchtung, Eiablage, Entwicklungsdauer.

Leider haben wir in betreff der Reifungserscheinungen und der Befruchtung nur ganz fragmentarische Resultate, welche jedoch nicht ohne Interesse sind. Das wichtigste ist das Verhalten des Kernes der Ovocyten kurz vor der Bildung der Richtungskörperchen.

Der einzige Forscher, der bei *Lineus* (*L. gesserensis*[1]) manche Veränderungen in den Ovocyten vor der Bildung der Richtungskörperchen beschrieben hat, war Montgomery (33); die Bildung der Richtungskörperchen beim *Lineus* (*L. gesserensis*) erwähnt mit einigen Worten Arnold (1).

Nach Montgomery, was wir bestätigen können, erscheinen die ersten Dotterkörnchen in den Ovocyten in Gestalt von sehr kleinen oft nicht ganz regulären Kügelchen und zwar zuerst in einer Zone des Cytoplasmas zwischen dem Kern und der Eimembran; erst später erfüllen die Dotterkörnchen das ganze Cytoplasma. In jungen Ovocyten liegt nach Montgomery das Kernkörperchen sehr oft nicht in der Mitte des Kernes, sondern peripherisch, der inneren Fläche der Kernmembran an. Die ersten Dotterkörnchen erscheinen, nach diesem Forscher, im Cytoplasma erst dann, wenn der Kern das Kernkörperchen enthält, welches in ganz jungen Ovocyten und Ovogonien, nach diesem Forscher nicht vorhanden sein soll. Er sagt: "Nucleoli are absent in the nuclei of the connective tissue . . . from which

[1] *Lineus gesserensis* O. F. M. ist sehr wahrscheinlich identisch mit *L. ruber* Müll.; vielleicht bildet er nur eine Varietät dieses letzteren. Ein Studium von uns über die Systematik dieser Species und deren Varietäten ist in Vorbereitung.

the egg cells take their origin." Diese Tatsachen führen MONTGOMERY zur Annahme "that the substance of the nucleolus is extranuclear in origin, and stands in a genetic relations to the substance of the young yolk balls . . ." Zu diesem, wie wir jedoch bald sehen werden, ganz unbegründeten Schlusse, führt diesen Forscher noch die folgende von ihm gemachte Beobachtung: Während die Mehrzahl der Dotterkügelchen im Plasma in einer gewissen Entfernung vom Kerne liegt, bleiben manche derselben im innigen Kontakt mit der äußeren Oberfläche des Kernes und manche Dotterkügelchen "may even be found, which are wholeway through the nuclear membrane, or which have completly transversed it and lie within the nucleus". Mit einem Worte, MONTGOMERY ist der Meinung, daß winzige nutritive Kügelchen von demselben Ursprunge wie die Dotterkügelchen durch die Kernmembran in das Innere des Kernes hineinwandern und indem sie mit dem Nucleolus zusammenfließen, zum Wachstum desselben beitragen. Diese Beobachtung von MONTGOMERY erklären wir auf Grund unserer Untersuchungen für vollkommen unbegründet und falsch. Und zwar, erstens haben wir selbst in sehr jungen Ovocyten wie auch in Ovogonien ein Kernkörperchen im Kerne gesehen, obwohl dasselbe hier winzig klein ist und erst mit dem Beginn des Wachstums der Ovocyten einer bedeutenden Vergrößerung unterliegt. Zweitens, haben wir niemals eine Durchdringung der Kernmembran durch die Dotterelemente beobachtet; diese letzteren erscheinen in so großer Anzahl, daß hier und da Dotterkörnchen der Kernmembran anliegen, aber niemals sahen wir diese Elemente im Innern des Kernes. Das ist wohl eine vollkommen unbegründete, auf einer falschen Beobachtung basierende Annahme.

Das Kernkörperchen, welches in jüngsten Ovocyten winzig klein ist, beginnt sehr rasch zu wachsen und bildet eine sehr ansehnliche, gewöhnlich etwas exzentrisch im Kern liegende Kugel. In dieser letzteren erscheint bald eine centrale vacuolenartige Bildung; das Kernkörperchen besteht von diesem Moment an aus zwei Teilen, 1) einem peripherischen, corticalen, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, mit DELAFIELDS Hämatoxylin intensiv blau färbt und aus einer chromatischen, basophilen Substanz besteht und 2) einem centralen Teil, der die vacuolenartige Höhle ausfüllt und aus einer oxyphilen, sich z. B. mit Eosin und Orange färbenden Substanz besteht. Sehr oft, besonders in etwas älteren Ovocyten nimmt das Kernkörperchen eine mehr länglich ovale Gestalt an und dann nimmt gewöhnlich die basophile Substanz den einen Pol des Kernkörperchens in Gestalt einer Mütze ein, während der ganze Rest des wachsenden

Kernkörperchens aus einer oxyphilen Substanz besteht. Mit einem Worte, wir haben hier ein schönes Beispiel eines Kernkörperchens, das aus baso- und oxyphiler Substanz besteht. In dem Maße als das Kernkörperchen wächst, vergrößert sich auch der Kern selbst und die chromatischen Elemente treten immer deutlicher hervor. Wir haben hier vor unsern Augen wieder einen Beweis der Richtigkeit der Verallgemeinerung M. Heidenhains (16), daß das Wachstum des Nucleolus mit dem Wachstum des Kernes und in erster Linie seines Chromatins genetisch verbunden ist.

In Fig. 1, Taf. I, sehen wir Ovocyten mit stark ausgewachsenen Kernkörperchen. In Fig. 1 oben ist die chromatische Substanz des Nucleolus fast im Innern der oxyphilen (z. B. mit Orange oder Eosin sich färbenden) gelagert, in Fig. 1 unten liegt die chromatische Substanz an einem Pole des Nucleolus, während der ganze Rest des Nucleolus aus einer oxyphilen Substanz besteht. Das Kernchromatin bildet netzförmig verbundene und aus Körnchen (Chromiolen) bestehende Fäden. Hier und da bildet das Chromatin kugelförmige Verklumpungen, die aber nichts mit dem Nucleolus zu tun haben.

Nun beginnt, wie erwähnt, ein rasches Wachstum des Kernes selbst, ein so rasches, daß die Kernplasmarelation sich zugunsten des Kernes gestaltet. Der Kern wird kolossal, bläschenförmig, das Chromatin bildet sich verflechtende, aus einer Reihe von Körnern (Chromiolen) bestehende Fäden, und das Kernkörperchen wird im Verhältnis zum Kern viel kleiner, wobei es jetzt rein acidophil wird — ein Umstand, welcher uns zur Annahme führt, daß sehr wahrscheinlich die chromatische Substanz des Kernkörperchens sich den wachsenden Kernchromatinfäden zugesellt hat. Der stark wachsende Kern nähert sich bald dem einen Pol des Ovocyten und endlich wird er so polständig, daß er einen buckeligen Hügel oder mit andern Worten eine hügelartige Ausstülpung des Cytoplasmas bildet, indem er außenwärts nur von einer äußerst dünnen Plasmaschicht überdeckt wird, welche direkt der sehr dünnen und zarten Dottermembran anliegt, die ebenfalls den Hügel überdeckt. Manchmal ist diese zuletzt erwähnte Plasmaschicht äußerst dünn, so daß wir den Eindruck erhalten, als ob der Kern außenwärts direkt der zarten Kernmembran anliege. Das Kernkörperchen liegt in einem solchen polständigen und stark ausgewachsenen Kerne entweder seitlich in der Mitte oder ganz nahe dem nach außen zugekehrten Pole, fast immer liegt es aber mehr oder weniger innig der Kernmembran an. Der bläschenförmige Kern ist sehr reich an einem hellen Kernsaft und enthält, wie erwähnt,

sich verflechtende, lange, dünne Chromatinfäden. Die bisher beschriebenen Verhältnisse im Kerne, sowie die Lage desselben an einem Pole des Eies wie auch die hügelförmige Ausstülpung des Cytoplasmas können keineswegs als Artefacta gedeutet werden und erscheinen in den älteren Ovocyten im Ovar, wo niemals Reduktionserscheinungen hervortreten. Wir möchten annehmen, daß diese Stadien vielleicht denjenigen in der Ovogenese andrer Tiere entsprechen, welche zum sogenannten Bukettstadium führen; in unserm Falle entspricht aber die ganz polständige Lage des Kernes nicht denjenigen Verhältnissen, welche während der Ovogenese bei so vielen andern Tiergruppen in den letzten Jahren beschrieben worden sind.

Nun aber haben wir einige weitere Veränderungen im Kerne beobachtet, die, obwohl sie in sehr zahlreichen jungen Eiern zu Gesicht kommen und fast als eine Regel hervortreten, doch eher nur als Artefacta gedeutet werden müssen — eine Frage, die wir übrigens noch offen lassen. Und zwar zuerst ist es interessant, daß die Chromosomen in dem polständigen großen Kerne zum größten Teil eben gegen diesen Pol gerichtet sind, was darauf hinzuweisen scheint, daß in dieser Richtung etwaige Strömungen zustande kommen. Wir haben hervorgehoben, daß der Kern nur durch eine äußerst dünne Plasmaschicht außenwärts (in dem Hügel) begrenzt ist. Wenn er nun noch etwas weiter wächst, scheint ein Teil des Kernsaftes nach außen zu gelangen, infolgedessen es zum rapiden Zusammensinken des Hügels und nicht nur zum Abflachen des Kernes, sondern vielmehr zur Bildung einer tiefen Aushöhlung an Stelle des Hügels kommt, unter welcher der Kern liegen bleibt, indem er einer sehr starken Zusammenziehung unterliegt und einen mehr oder weniger unregelmäßigen, schlüsselartigen, mit einigen Ausläufern versehenen und fast rein chromatischen Körper bildet. Wir haben eine große Anzahl von solchen Bildern gesehen, und verschiedene Übergänge von großen bläschenförmigen, saftigen, hügelartig hervorragenden, zu einem immer mehr zusammengezogenen, fast rein chromatischen, unter einer Delle an einem Pole des Eies liegenden Kern beobachtet.

In Fig. 2 (Taf. I) erblicken wir den großen Kern hügelförmig nach außen hervorragen; in Fig. 3 und 4 ist schon der Kern an der Außenseite abgeflacht. In Fig. 2 sieht man die Chromosomen nach außen gerichtet, wenigstens die Mehrzahl der Chromosomen zeigt eine solche Lage. In Fig. 3 behalten noch manche Chromosomen diese Lage, noch weniger ausgedrückt ist das in Fig. 4. Ein weiteres, interessantes Stadium sehen wir in Fig. 5. An Stelle einer Abflachung ist hier eine

ansehnliche Einsenkung, eine Art Delle hervorgetreten, der Kern hat eine schüsselförmige Gestalt angenommen, und die Chromosomen zeigen hier eine sehr distinkte Centrierung gegen den äußeren Pol; manche scheinen doppelt zu sein, was sich jedoch nicht immer konstatieren läßt, aber alle bestehen noch aus einer Reihe von Körnchen. In Fig. 6 unten sehen wir eine weiter fortschreitende Verdichtung des Kernes; man erblickt wolkenartige Chromatinmassen in demselben; in derselben Figur oben ist die Verdichtung noch weiter vorgeschritten; der Kern tingiert sich stark mit basischen Färbemitteln und bekommt eine etwas zackige Oberfläche und zwar gegen das Innere des Eies. Ein Maximum der Chromatinverdichtung erblicken wir in Fig. 7, wo der Kern einen soliden chromatischen schüsselartigen Körper bildet; die zackigen Ausläufer trennen sich hier und da vom Kern ab und gelangen in das Plasma, vielleicht als eine Art chromidenartiger Bildungen. Der Kern ist in dem zuletzt beschriebenen Stadium immer von einer Schicht hellen, keine Dotterkörnchen enthaltenden Plasma nach außen begrenzt, welches den Grund der Einsenkung bildet. Auf Flächenschnitten kann man oft einen Teil des verdichteten Kernes als einen Ring oder Halbring und dieses helle centrale Plasma erhalten, wie wir es in Fig. 1 oben rechts erblicken. Während aller dieser Veränderungen vergrößern sich bedeutend die Dotterelemente, indem sie anstatt feiner Körnchen kleine, lichtbrechende Kügelchen bilden.

Es unterliegt, unsrer Meinung nach, keinem Zweifel, daß wir in den beschriebenen Kernveränderungen nicht natürliche Prozesse, sondern Artefacta vor unsern Augen haben. Es scheint nur sicher zu sein, daß: 1) der Kern außerordentlich groß, bläschenförmig und ganz polständig liegt und 2) daß er sich wirklich in seiner Masse verkleinert, weil im nächstfolgenden Stadium, in welchem die Bildung der Richtungskörperchen beginnt, der Kern fast um die Hälfte kleiner ist als im beschriebenen Stadium und die Masse des Kernchromatins wird ganz gering im Vergleich zum großen Reichtum desselben in dem kolossalen, bläschenförmigen, polständigen Kerne des erwähnten Stadiums. Wir sind deshalb der Meinung, daß wirklich die Masse des Kernes einer Verminderung unterliegt, daß sehr wahrscheinlich ein Teil des Chromatins zugrunde geht, vielleicht in Gestalt von chromidialen ins Plasma eintretenden Partikelchen, wie es die Fig. 7 zeigt. Als Artefacta würden wir aber die ganz enorme Verdichtung des Kernes und die Bildung einer tiefen Einsenkung ansehen, was sehr wahrscheinlich durch die Wirkung von Reagentien, besonders durch Wasserentziehung (in Alkohol) stattfindet, und das

um so mehr, als der Kern sehr groß, saftig und äußerst nahe der Peripherie liegt, nur von einer sehr dünnen Plasmaschicht von außen begrenzt.

Nun beginnt die Bildung von Polkörperchen. BARROIS sagt über diesen Prozeß bei *Lineus gesserensis* folgendes: «la vésicule germinative finit par venir se placer à la péripherie, où elle éprouve rapidement une réduction considérable et disparaît bientôt sans laisser de traces». Sehr wahrscheinlich hatte BARROIS (2) vor seinen Augen das Stadium der polständigen Lage des großen Kernes und das bald darauf folgende Stadium des Beginnes der Bildung des ersten Polkörperchens, wenn der Kern sich stark verkleinert und besonders die Masse des Kernchromatins einer so starken Verminderung unterliegt, daß dasselbe nur in Gestalt von winzig kleinen Körperchen hervortritt und leicht übersehen werden kann. Wir müssen uns dabei erinnern, daß die mikrotechnischen Methoden BARROIS' noch sehr primitiv waren. HUBRECHT (18) (1874) sah bei *Borlasia olivacea* (= *Lineus gesserensis*) die Ausstoßung von zwei Reductionskörperchen. Dasselbe beobachtete auch ARNOLD (1). Dieser Verfasser sagt: »Ich kann nicht kategorisch die Anzahl der Chromosomen angeben; und zwar infolge ihrer Kleinheit und der Schwierigkeit, sich ein allgemeines Bild aus einzelnen Schnitten zu rekonstruieren. Nach der Ausstoßung des ersten Polkörperchens, ebenso wie in diesem letzteren, wie auch im Eikerne, beobachtete ich je acht stark lichtbrechende chromatische Körnchen.« Diese letztere Beobachtung von ARNOLD ist ganz richtig und es ist sehr interessant, daß dieser Verfasser eine schüsselartige Gestalt des Kernes (Fig. 1 u. 2, Taf. I, in seiner Arbeit) und eine Einsenkung an demjenigen Pole des Eies abgebildet hat, wo die Bildung des Polkörperchens stattfindet. Es ist also einleuchtend, daß auch ARNOLD solche Stadien vor seinen Augen hatte, wie wir es oben beschrieben haben, obwohl er dieselben nicht erwähnt, weil sie ihm vielleicht unverständlich waren oder weil er noch mehr fragmentarisch diese Verhältnisse beobachten konnte, als wir.

Zwischen dem Stadium, in welchem der Kern als eine schüsselartige Bildung, stark verdichtet unter der Einsenkung an einem Pole des Eies liegt und demjenigen, in welchem er eine Spindelfigur darstellt, um das erste Polkörperchen zu bilden, haben wir leider kein Übergangsstadium gefunden; wir hoffen aber bei einer andern Gelegenheit diese Verhältnisse nochmals im einzelnen darstellen zu können.

Im Stadium der ersten Polkörperchenspindel persistiert noch am

Eipole die erwähnte Einsenkung; gegen den Grund derselben ist die lange Achse der Spindel gerichtet. Diese Einsenkung ist in Fig. 8 (Taf. I) zu sehen. In diesem Stadium sieht man 32 Chromatinkörner, und zwar so verteilt, daß acht Gruppen hervortreten, jede aus vier Chromatinelementen bestehend. Wir haben hier also acht Vierergruppen vor uns. In Fig. 10 sehen wir bei sehr starker Vergrößerung diese Vierergruppen, wobei zu bemerken ist, daß die Abbildung aus einem dicken Schnitt und bei zweifacher Einstellung des Tubus angefertigt worden ist; die tiefer liegenden Elemente jeder Vierergruppe sind schwächer getönt. An beiden Polen der Spindel sieht man Centrosomen und Polstrahlungen. In Fig. 9 sehen wir schon eine kleine hügelartige Aufhebung des Cytoplasmas und ein Auseinanderweichen von je zwei Elementen einer jeden Tetrade, welches aber nicht gleichzeitig in jeder Vierergruppe zustande zu kommen scheint. In Fig. 11 sehen wir zwei Polkörperchen gebildet; das eine von denselben teilt sich wieder. Der übriggebliebene weibliche Vorkern besteht nun aus acht bläschenförmigen Chromosomen. In demselben Ei erblicken wir in der gegenüberliegenden Gegend des Eies in einem hellen Felde ebenfalls acht bläschenförmige Chromosomen und ein Centrosoma liegend; es unterliegt keinem Zweifel, daß wir hier den männlichen Vorkern samt dem Spermacenter vor unsern Augen haben. In Fig. 12 erblicken wir in einem hellen Felde zwei nebeneinander liegende Gruppen von je acht bläschenförmigen Chromosomen; neben der linken Gruppe, welche sehr wahrscheinlich den männlichen Vorkern darstellt, liegen zwei Centrosomen, wahrscheinlich aus der Teilung des Spermacenters entstanden. Einen einheitlichen, schon rekonstruierten Segmentationskern erblicken wir in Fig. 13.

Die obigen, obwohl nur fragmentarischen Beobachtungen, führen uns zum Schlusse, daß der Segmentationskern des *Lineus*-Eies 16 Chromosomen, der männliche und weibliche Vorkern je acht derselben enthält. In dieser Hinsicht stimmen unsre Beobachtungen mit denjenigen Arnolds überein. Wir bemerken noch beiläufig, daß wir die lebendigen Spermien sowohl im mütterlichen Organismus, in den Gonodukten, Eisäckchen und zwischen den Eiern, welche noch unter einer Hülle dem Mutterkörper dicht anliegen, wie auch in abgelegten Eiern, und zwar in den kolbenförmigen Eisäckchen gefunden haben.

Die Vereinigung des männlichen Vorkerns mit dem weiblichen erfolgt nicht in der Mitte des Eies, sondern näher demjenigen Pole, wo die Bildung der Richtungskörperchen stattgefunden hat; bald

aber erblicken wir den Segmentationskern in centraler Lage, wo er zur Bildung der ersten Kernspindel des Embryos kommt.

Was die Eiablage anbetrifft, so können wir Folgendes mitteilen. *Lineus ruber* legt die Eier in Schnüren oder Klumpen ab, die eine verschiedenartige Größe darbieten und immer aus einer schleimig-gallertigen Substanz bestehen, in welcher die Eifläschchen oder Eierkölbchen mit den Eiern eingehüllt liegen.

Während der Eiablage liegt der Wurm, wie wir es schon an einer andern Stelle beschrieben haben, unbeweglich, umhüllt von der allerersten Kokonschleimhülle, die noch sehr dünn und zart ist. Es sei bemerkt, daß in diesem Zustande der Wurm auf nicht zu starke mechanische Reize wie auch auf das Licht nicht sensibel ist. Der Kopf des Wurmes ragt aus der Kokonhülle frei heraus, ist stark kontrahiert und mit weit geöffneten Kopfspalten. Die Kokonschleimhülle ist hinten (am Hinterende des Wurmes) blind geschlossen, vorn aber, wo der Kopf frei hinausragt, ist sie offen aber dicht dem Körper anliegend. Bald treten unter die Hülle die Eier gruppenweise hinein, wobei die Hülle immer dicker und fester wird. Beim Austritt der Eier aus der Gonade erweitert sich die Öffnung des Gonoductes sehr wenig, und da dabei die Eier durch starke Kontraktion des Hautmuskelschlauches herausgepreßt werden, so werden sie sehr oft beim Durchgang stark gepreßt und sanduhrförmig eingeschnürt, wobei nicht nur das Cytoplasma, sondern auch das Keimbläschen einer solchen Einschnürung unterliegt. Nach außen ausgetreten nehmen die Eier bald ihre normale, runde Form an.

Die äußere resistente Hülle des Eierkokons besteht aus schichtenweise secernierter Substanz und zwar unterscheiden wir in derselben: 1) von außen eine Schicht muköser Substanz, 2) unter derselben eine dünne Schicht seröser Substanz, 3) unter dieser letzteren eine starke Lage wieder einer mukösen Substanz und 4) endlich am meisten innerlich gewöhnlich wieder eine zarte seröse Lage. Wir müssen aber gleich bemerken, daß nicht immer diese Schichten so regelmäßig auftreten, und nicht immer alle vorhanden sind; überall läßt sich aber der schichtenartige Bau der Hülle beobachten. Da sich diese Schichten sehr intensiv färben und zwar bei Anwendung von Hämatoxylin und Eosin tingieren sich die mukösen Schichten intensiv blau, die serösen dagegen intensiv rot, so bekommt man auf Schnitten äußerst schöne Farbennuancen in der Hülle des Eikokons. Eine ähnliche Verschiedenheit in der Färbung erhalten wir auch beim Tingieren z. B. mit Eisenhämatoxylin und Orange und mit andern Färbemitteln,

welche bei den Nemertinen die mukösen und serösen Hautdrüsen verschiedenartig färben, wie wir es an einer andern Stelle beschrieben haben (36). Alle Schichten der Eierkokonhülle werden von den mukösen und serösen Drüsen der Körperwand ausgeschieden, und somit ist es einleuchtend, daß diese Drüsen bei der Ausscheidung der Hülle abwechselnd funktionieren, bald die Schleimdrüsen, bald wieder die serösen Drüsen. Unter der äußeren Hülle befindet sich eine weichere schleimige Substanz, die übrigens nicht scharf von der ersteren abgegrenzt ist. In dieser weicheren Substanz sind nun zahlreiche Kölbchen oder Fläschchen mit Eiern eingebettet. Die Kölbchen sind gewöhnlich lateral an beiden Seiten der Schnur angeordnet, wahrscheinlich als Produkte der linken und rechten Gonadenreihe; in der Medianlinie ist eine freie Straße. Die einzelnen Kölbchen haben eine kolbenförmige oder eine flaschenförmige Gestalt und bestehen aus einer breiteren Abteilung, wo die Eier liegen und aus einem halsförmigen, dünnen, am Ende zugespitzten Teil. Die einzelnen Kölbchen sind sehr oft gruppenweise mit den halsartigen Teilen gegeneinander und auch gegen die Medianlinie der Schnur gerichtet, wobei die verdünnten Enden der halsförmigen Fortsätze öfters miteinander gruppenweise (je zwei, drei, vier oder noch mehr) zusammengefügt sind. In jedem Kölbchen finden wir sehr selten ein, öfters zwei, drei, vier bis acht Eier oder seltener noch etwas mehr; am gewöhnlichsten findet man drei bis sechs Eier in jedem Kölbchen eingeschlossen. Die Wandungen der Kölbchen sind zart aber resistent und bestehen aus einer schleimartigen homogenen Substanz. Zwischen den einzelnen Kölbchen ist überall die oben erwähnte weichere Schleimsubstanz entwickelt.

Was die Genese der Kölbchen anbelangt, so sind dieselben Produkte der Gonadensäckchen. Und zwar vergrößern sich die ganz reifen und von zahlreichen Eiern ausgefüllten Gonadensäckchen bedeutend und bilden teilweise kugelförmige Ausstülpungen, die ebenfalls mit Eiern erfüllt sind und auf das Körperparenchym nebst Muskellagen wie auch auf die Darmwand einen starken Druck ausüben, wobei die epitheliale Wand des Gonadensäckchens einer großen Abplattung unterliegt und sich an vielen Stellen nur als eine Schicht von äußerst niedrigen, abgeplatteten Zellen oder als eine sehr dünne Hülle mit Kernen darstellt. Diese Hülle ist stellenweise so dünn und die Gonadenausstülpungen, mit Eiern prall gefüllt, dringen so tief in das Körperparenchym und zwischen die Mitteldarmwandausstülpungen, daß wir oft den Eindruck erhalten, als ob Gruppen

von Eiern ganz locker im Parenchym gelagert wären. Die dünne Wand des Eierkölbchens ist nun als ein Ausscheidungsprodukt der Wand des Gonadensäckchens zu deuten und die verschiedenen Größen und Gestalten der Kölbchen (flaschenförmige, kolbenförmige, mehr ausgezogene oder mehr bauchige) sind eben dadurch bedingt, daß auch die Gonadensäckchen selbst und deren Ausstülpungen infolge des starken Druckes der umgebenden Gewebe mehr oder weniger verschiedenartige Gestalten annehmen. Jede Eiergruppe tritt nach außen durch den dünnen und, wie erwähnt, sich sehr wenig erweiternden Gonoduct heraus und nun bildet den Hals des Kölbchens ein Ausscheidungsprodukt des Gonoductepithels, welches, nach dem Hindurchtreten einer Eigruppe nach außen, die Halswand des dieselbe enthaltenden Kölbchens secerniert.

Endlich müssen wir bemerken, daß in jedem Eierkölbchen die einzelnen Eier voneinander durch schleimartige Hüllen etwa wie Septen zwischen denselben abgegrenzt sind, die mehr oder weniger dick sein können, während die Dottermembran der Eier äußerst zart und dünn erscheint. Wir nennen dieselben interovāre Septen. In stark gepreßten und viele Eier enthaltenden Gonadensäckchen oder schon abgelegten Kölbchen sehen die Umrisse dieser Septen, wenn sie gut entwickelt sind, an Schnitten polygonal und wabenartig aus. Unter starken Vergrößerungen kann man manchmal einen schichtenartigen Bau dieser Septen konstatieren. Diese interovären Scheidewände sind zum Teil Ausscheidungsprodukte der Eier selbst, teilweise aber sind sie ohne Zweifel auch Produkte der umgebenden Gewebe, die durch die anwachsenden Eiersäckchen, eventuell deren Ausstülpungen, sehr stark gepreßt werden.

Für diese letzte Annahme spricht sehr gewichtig der Umstand, daß die umgebenden Gewebe nicht nur sehr stark gepreßt werden, sondern dabei auch in großem Maße einer Reduktion unterliegen und in dem Maße, als sie sich reduzieren, werden die interovären Septen dicker. Am interessantesten verhält sich in dieser Hinsicht das umgebende Körperparenchym, welches in denjenigen Gegenden, wo die Gonadensäckchen stark erweitert sind, in hohem Maße reduziert erscheint, wie auch die Mitteldarmwand, deren sonst sehr hohes Epithel einer äußerst starken Involution und Abplattung unterliegt. Die Mitteldarmwand bildet nämlich zahlreiche, wie Ausstülpungen aussehende Fortsätze zwischen die Eiersäckchen, als Folge des Druckes der heranwachsenden Gonadenausstülpungen. Diese Fortsätze veranlassen oft an Querschnitten ein sternförmiges Aussehen des

Darmes, indem die Anzahl derselben auf neun bis zehn gelangt. Die Darmwandfortsätze sind central, zwischen den benachbarten Eiersäckchen stark verengt, nach außen von denselben, peripherisch sind sie dagegen erweitert, so daß sie an Querschnitten wie kleine Säcke auf langen und sehr dünnen Stielen aussehen. Und nun ist es interessant, daß während die peripheren, erweiterten, außerhalb der Gegend, wo die Eisäckchen liegen, sich befindenden Teile dieser Darmwandfortsätze von hohem, cylindrischen, unveränderten Epithel ausgekleidet sind, wird ungewöhnlich dünn und abgeplattet und stellenweise fast gänzlich reduziert das Epithel in den centralen verengten Teilen dieser Fortsätze, die sich zwischen den Eisäckchen befinden, indem es wie eine dünne Plasmaschicht mit platten Kernen aussieht. Es ist nun sehr wahrscheinlich — wie wir (41) es schon an einer andern Stelle beschrieben haben — daß auf Kosten des hier in so großem Maße einer Reduktion unterliegenden Darmepithels die schleimartige Masse zwischen den Eiern einer jeden Eigruppe sich vergrößert und das um so mehr, als die Wand eines jeden Eisäckchens, wie wir wissen, außerordentlich dünn und fein wird. Es erfolgt also eine Art Hindurchpressung von flüssigen schleimartigen Substanzen durch die dünne Eisäckchenwand aus den umgebenden und sich teilweise reduzierenden Geweben. Die interovären Septen haben eine wichtige biologische Bedeutung und zwar in zweifacher Hinsicht.

Erstens dienen sie als Isolationsmittel zwischen den benachbarten Eiern, deren äußerst dünne, zarte und visköse Dottermembranen ohne diese Septen sich oft miteinander zusammenkleben und ein Zusammenfließen von Eiern bedingen, was wir in einer speziell dieser Angelegenheit gewidmeten Arbeit, nachgewiesen haben, und zwar zeigten wir, daß es infolge einer stellenweise mangelhaften Entwicklung dieser Septen wirklich zum Zusammenfließen von zwei, seltener mehreren Eiern und zur Bildung von Riesenembryonen kommt[1]. Zweitens dienen die interovaren Septen als Ernährungssubstanzen für die stark anwachsenden Eier und Embryonen, da in späteren Entwicklungsstadien diese Septen vollkommen verschwinden und die Embryonen ganz frei in den Eikölbchen zu liegen kommen.

[1] Nachdem die erwähnte Arbeit schon veröffentlicht war, fanden wir auch in manchen Eikokonen von *Lineus ruber* Doppelindividuen, mit zwei Köpfen, zwei Schwänzen usw. Diese Monstra, die immer sehr symmetrisch entwickelt sind, beweisen, daß aus manchen zusammengeklebten Eiern keine einheitlichen Riesenembryonen, sondern Doppeltierchen entstehen können. Wir werden darüber nächstens eine besondere Arbeit veröffentlichen.

Die hier von uns beschriebene Eiablage beim *Lineus ruber* war schon einmal ein Untersuchungsobjekt MAX SCHULTZES (55), der bei *Lineus obscurus* im Jahre 1853 eine kurze Beschreibung dieses Prozesses dargestellt hat. Die Beschreibung enthält viele Fehler und da SCHULTZE diese Verhältnisse noch nicht an Schnitten untersucht hatte, so blieben ihm viele von uns beschriebene Einzelheiten in betreff der Ausbildung von verschiedenen Eihüllen in der Eischnur unbekannt. Nur im allgemeinen ist die Beschreibung SCHULTZES richtig; er beschreibt gelatinöse Eischnüre und »Flaschen«, in welchen die Eier gruppenweise liegen.

BARROIS, der die Beobachtungen M. SCHULTZES vollkommen bestätigt hat, sagt richtig, daß bei *Lineus obscurus* «chacun des paquets d'un ou plusieurs œufs contenus dans le cordon de mucus correspond . . . au contenu d'une des chambres génitales» und daß «la coque (d. h. die Wand des Eikölbchens) . . . m'a paru toute formée dans le corps du *Lineus* . . . et je la crois produite par la sécrétion de l'épithélium, qui tapisse les chambres génitales». Diese Beobachtung von BARROIS ist ganz richtig und unsre Untersuchungen bestätigen dieselbe vollkommen.

Interessant ist auch die Beobachtung BARROIS, daß die Spermien sich sehr lange in »der Flüssigkeit« (la liquide) bewegen, welche die »coques« (d. h. die Eikölbchen) ausfüllt, eine Beobachtung, welche, wie oben erwähnt, auch von uns gemacht worden ist. Der französische Gelehrte sagt dabei «je ne puis dire de quelle façon ils (les spermatozoïdes) réussissent à pénétrer à l'intérieur de la coque». Wir haben oben erwähnt, daß wir die Spermien nicht nur außerhalb des Weibchenkörpers, sondern auch in den Gonoducten gesehen haben, was uns selbstverständlich macht, wie die Spermien während der Ausbildung der Eikölbchen samt den Eiern in das Innere derselben gelangen können.

Was die Zeitdauer der Embryonalentwicklung des *L. ruber* anbelangt, so bemerken wir, daß dieselbe verschieden sein kann. Das Entwicklungstempo verläuft also verschiedenartig. In den Eiern derselben Schnur und was noch interessanter ist, in den Eiern desselben Eikölbchen fanden wir sehr oft verschiedenartige Entwicklungsstadien; in andern Fällen dagegen waren zwar die Eier in einzelnen Eikölbchen von demselben Entwicklungsstadium, aber in Eikölbchen von verschiedenem Alter (von dem Moment der Eiablage gerechnet) fanden wir oft Embryonen von denselben Entwicklungsstadien. Es genügt auf die folgenden aus unserm Notizjournal beispielsweise aus-

gewählten Fälle den Blick zu werfen, um daraus die erwähnten Verschiedenheiten im Entwicklungstempo zu ersehen:

Eiablage 15. I. 1911 nachts — fixiert 15. I. 1911 morgens: 2—4 Blastomeren.
» 15. I. 1911 — fixiert 16. I. 1911: 2 Blastomeren.
» 10. I. 1911 nachts — fixiert 11. I. 1911 morgens: 2—16 Blastomeren.
» 16. I. 1911 morgens — fixiert 17. I. 1911 nachmittags: 2—64 Blastomeren
» 3. III. 1911 — fixiert 5. III. 1911: 8—16 Blastomeren
» 24. I. 1913 — fixiert 26. I. 1913 (also nur 3 Tage): Blastulae
» 27. II. 1911 — fixiert 5. III. 1911: viele Blastomeren bis Blastulastadien.
» 17. I. 1911 morgens — fixiert 23. I. 1911 Mitternacht: Gastrulae, bewimpert
» 7. III. 1911 — fixiert 17. III. 1911: Gastrulae
» 3. III. 1911 — fixiert 17. III. 1911: Gastrulae
» 15. I. 1913 — fixiert 19. I. 1913 (also nur 5 Tage): Gastrulae
» 2. II. 1911 — fixiert 22. II. 1911: viele junge Tierchen, manche frei, andre in Larvenhaut.
» 3. III. 1911 — fixiert 17. III. 1911: Gastrulae, auch schon bewimperte junge Larven
» 24. I. 1911 morgens — fixiert 11. II. 1911: ältere Larven, bewimpert mit Gehirn, Darm noch nicht in zwei Abschnitte differenziert.

Wir haben uns überzeugt, daß das Blastulastadium gegen den 7. bis 8. Tag, aber auch viel früher, z. B. am 3. Tag, das Gastrulastadium gegen den 10., 14., 15., aber auch gegen den 5. oder 6. Tag erscheinen kann.

III. Furchung und Keimblätterbildung.

Der erste, der die Furchung beim *Lineus* etwas näher studiert hat, war Barrois, während die späteren Forscher, z. B. Hubrecht, Arnold, äußerst wenig in dieser Hinsicht geleistet haben. Nach ihm ist die Furchung bei *Lineus obscurus* eine totale und reguläre. Die Stadien 2, 4, 8 entstehen, sagt Barrois, wie gewöhnlich, durch zwei meridionale und gegenseitig perpendikuläre Furchungsebenen, welche durch eine äquatoriale Furchungsebene durchgeschnitten werden. »Die beiden ersten teilen das Ei (la sphère vitelline) in vier gleiche Teile, die dritte teilt jeden dieser Teile in zwei gleiche Hälften, die direkt eine oberhalb der andern zu liegen kommt.« Wie wir bald sehen werden, ist diese Beschreibung vollkommen falsch.

Weiter beschreibt Barrois den Furchungsprozeß folgendermaßen, was wir wörtlich hier anführen: «Examiné avec soin peu après la segmentation en huit sphères vitellines, l'œuf se montre composé de deux

moitiés semblables séparées l'une de l'autre par l'équateur, et exactement superposées l'une à l'autre. Mois cette coïncidence entre les deux portions n'est pas de longue durée.» Wir sehen also, daß nach Barrois im Acht-Zellenstadium jede obere Blastomere zuerst direkt oberhalb der unteren liegen soll und daß es erst später zu einer alternierenden Lage kommt, was vollkommen falsch ist, da hier von Anfang an ein Spiraltypus in der Furchung zum Vorschein kommt, wie wir es bald näher betrachten werden.

Barrois sagt also weiter: »Si l'on reprend l'œuf environ une heure après le stade fig. 3 (d. h. nach dem oben erwähnten Stadium), on constate, qu'il y a eu un déplacement: il n'y a plus correspondence entre les éléments cellulaires et les sillons de séparation, mais chacune des moitiés semble occuper par rapport à l'autre une position arbitraire. Ce changement est dû à une rotation l'une sur l'autre de ces deux parties: cette rotation continue jusqu'à ce que les sphères vitellines de l'une soient venues se superposer aux sillons de séparation de l'autre; les cellules de chacune d'elles s'engrènent alors dans les intervalles qui leur correspondent, et l'on obtient un stade dans lequel les cellules de chaque moitié alternent régulièrement avec celles de l'autre et ou l'équateur est représenté par une ligne brisée. Ce stade est produit par une rotation de 45 degrés de l'une des portions de l'œuf sur l'autre portion.»

Eine neue Furchung führt zur Bildung von 16 Zellen und zwar so, daß «chacune des cellules se segmente par un nouveau plan parallèle au plan équatorial en deux cellules superposées; l'œuf se compose alors de huit séries de deux cellules engrenées les unes dans les autres . . .» Nach dem 16-Zellenstadium beginnen die Zellen, nach Barrois, sich in transversaler Richtung zu teilen und «glissent ensuite les unes sur les autres de façon à venir alterner entre elles.» Nach dem französischen Forscher ist also die alternierende Lage der Blastomeren immer sekundär, durch Verschieben von zuerst gebildeten Zellen bedingt. Wie wir bald sehen werden, ist diese ganze Beschreibung fehlerhaft. Richtig ist aber die Beobachtung, daß in gewissem Stadium des Achtzellenzustandes, die oberen und unteren Zellen gegeneinander alternieren, und daß auch in gewissem Stadium des 16-Zellenzustandes eine solche Alternierung zum Vorschein kommt. Die Blastula ist nach Barrois ganz regulär und radialsymmetrisch.

Hubrecht erwähnt in seiner ausführlichen Arbeit über die Embryologie von *Lineus obscurus*, daß er ein »4, -8-, 16- und mehr Zellenstadium« gesehen hat, er gibt aber keine Beschreibung des Furchungs-

prozesses. Arnold sagt, daß zwar nach Barrois die Furchung eine totale und reguläre ist und zur Bildung einer radial-symmetrischen Blastula führt, er bemerkt jedoch, daß man zu einem solchen Schluß nur dann gelangen kann, wenn man die Blastula in toto betrachtet, auf Schnitten aber »sieht man ohne Zweifel eine Differenz in der Zellengröße, wobei die größeren Zellen den künftigen entodermalen Pol bilden«. »Auf diese Weise«, sagt weiter Arnold, »ist die Blastula des *Lineus gesserensis* keine radial-symmetrische, vielmehr aber nähert sie sich einer bipolaren, was mit den Untersuchungen von Lebedinsky und Salensky im Einklange ist (bei *Monopora vivipara*).«

Gehen wir jetzt zur Darstellung unsrer Beobachtungen über die Furchung des *Lineus ruber*. Wir sahen, daß dieselbe beim *Lineus* als eine totale und äquale (Barrois) beschrieben worden ist. Nach unsern Beobachtungen ist sie aber total und inäqual, und zwar fast von dem ersten Moment der Furchung, wobei im voraus zu bemerken sei, daß wir in der Eifurchung nicht unwichtige individuelle Schwankungen beobachtet haben.

Die erste meridionale Furche, welche wir als erste Querfurche bezeichnen werden, teilt das Ei in die zwei ersten Blastomeren, die entweder ganz gleich sind, oder schon eine gewisse Größendifferenz zeigen, niemals aber eine besonders augenfällige, was uns die Tatsache erklären kann, daß diese so frühe Inäqualität der Furchung von unsern Vorgängern niemals beobachtet wurde. In Fig. 14 (Taf. II) und 15 (Taf. I) haben wir ein Zweizellenstadium vor uns und wir bemerken sogleich, daß die eine Blastomere etwas größer als die andre ist. Wir betonen nochmals, daß diese Differenzen zwischen den zwei ersten Blastomeren geringer oder größer sein können, in manchen Fällen aber kommt es zur Bildung von gleich großen Blastomeren. Die kleinere oder die der Lage nach derselben entsprechende Blastomere des Zweizellenstadiums bezeichnen wir *AB*, die größere, oder die derselben entsprechende — *CD* und um uns die weitere Orientation in der gegenseitigen Lage der Blastomeren zu erleichtern, orientieren wir das Ei so, daß wir die Blastomere *AB* vorn und die Blastomere *CD* hinten gelagert uns vorstellen.

Nun erscheint die zweite meridionale Furche, die senkrecht zur ersteren verläuft und die wir als die erste longitudinale Furche bezeichnen werden. Durch diese zweite Furche wird das Ei in vier Blastomeren zerlegt: zwei gewöhnlich etwas kleinere, vordere und zwei etwas größere, hintere, die wir mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* bezeichnen werden, und zwar: eine linke *A* und rechte *B* etwas kleinere

Macromere und eine linke *D* und rechte *C* etwas größere Macromere, so daß die Blastomeren *A*, *B*, *C*, *D* beim Blicke von oben in der Richtung der Bewegung des Uhrzeigers nebeneinander in der erwähnten Ordnung gelagert uns erscheinen.

In diesem Vierzellenstadium treffen wir aber eine zweifache Anordnung der Blastomeren. Und zwar in selteneren Fällen verläuft die longitudinale Furche ohne Unterbrechung senkrecht zur queren Furche, so daß in dem Durchkreuzungspunkte beider Furchen alle vier Blastomeren gegeneinanderstoßen, wie wir es in Fig. 16 (Taf. II) erblicken; in diesem Falle berühren sich längs der longitudinalen Furche die beiden vorderen Macromeren *A* und *B* fast mit ihren ganzen gegeneinander gerichteten Flächen, während die beiden hinteren Macromeren *C* und *D* hinten etwas voneinander laufen und sich nur mit kleineren vorderen Teilen der gegeneinander gerichteten Flächen berühren, wie es eben in der Fig. 16 zu sehen ist.

In den meisten Fällen aber verläuft die Längsfurche so, daß sie gebrochen wird (Brechfurche), weshalb beim Anblick von oben die vier Blastomeren so nebeneinander gelagert sind, daß in dem Durchkreuzungspunkte beider Furchen die Blastomere *A* nicht mit der gegenüberliegenden Blastomere *C* in Berührung kommt, während die Blastomere *B* an die gegenüberliegende Blastomere *D* stößt, wie es aus der Fig. 17 ersichtlich ist (Taf. II).

Von diesen zwei Fällen ist der zuletzt beschriebene als mehr typisch zu bezeichnen, da er von uns in zahlreicheren Eiern beobachtet wurde, als der erstere, seltenere. Aber außer diesen regulären, gewöhnlichen Furchungsmodi, die zum Vierzellenstadium führen, beobachteten wir auch mitunter manche andre Verhältnisse, die jedoch ebenfalls als normale Furchungen gelten müssen. Und zwar in manchen Fällen wird der Unterschied in der Größe zwischen den zwei kleineren und zwei größeren Macromeren viel ansehnlicher, wobei gewöhnlich die Lage aller Zellen eine ganz irreguläre wird, so daß die zwei größeren Macromeren dicht nebeneinander und etwas tiefer, die beiden kleineren dagegen etwas höher zu liegen kommen, wie es die Fig. 18 zeigt. In noch andern Fällen erscheint im Vierzellenstadium eine Transgression der einen Blastomere, so daß diese letztere, wie ganz isoliert seitlich zu liegen kommt (Fig. 19). Interessant sind auch diejenigen Fälle, in welchen die zweite Meridionalfurche nicht gleichzeitig die Macromere *AB* und *CD* teilt, sondern so verläuft, daß zuerst die Blastomere *CD* und erst nachher die Zelle *AB* in zwei Tochterzellen zerlegt werden, wie es die Fig. 20 veranschaulicht, wo in der Blastomere *AB*, die hier

nur ein wenig kleiner war, als *CD*, der Kern sich nur im Spindelstadium befindet. Bei dieser Gelegenheit bemerken wir, daß überhaupt in den in frischem Zustande beobachteten Eiern im Spindelstadium eine große helle Spindel und an den Polen derselben große helle Sphären zu sehen sind; die Chromatinelemente sind in den in vivo beobachteten Zellen gar nicht zu sehen, da die Eier überhaupt äußerst chromatinarm sind; auch in den in Osmiumgemischen konservierten und in Schnitte zerlegten Eiern färben sich die Chromatinelemente äußerst schwer und sind nur in sehr stark überfärbten Präparaten sichtbar.

Wir haben schon oben bemerkt, daß im Vierzellenstadium gewöhnlich die Blastomere *B* an die Blastomere *D* stößt, während die beiden andern Blastomeren *A* und *C* sich nicht in dem Mittelpunkte berühren. Wenn wir jedoch viele Schnitte durch die Embryonen dieses frühen Stadiums durchmustern, so finden wir, daß in manchen Fällen schon in diesem Stadium im Centrum des Eies alle vier Blastomeren sich gar nicht berühren, so daß schon jetzt der allererste Anfang der Bildung eines Blastocöls hervortritt. In Fig. 21 (Taf. II), die einen Horizontalschnitt durch alle Blastomeren des Vierzellenstadiums darstellt, sehen wir in der Mitte eine Höhle, die sich sogar eine gewisse Strecke weit zwischen die centralen Teile der benachbarten Blastomeren verlängert und von einer zähen, lichtbrechenden mit manchen Farbstoffen (z. B. mit Lichtgrün) sich stark tingierenden Substanz erfüllt ist, die ein Ausscheidungsprodukt der Blastomeren darstellt.

Aus dem Obengesagten können wir den Schluß ziehen, daß schon im Stadium von zwei und vier Blastomeren eine nicht unbedeutende Variabilität in der Furchung und in dem gegenseitigen Verhalten der Blastomeren zu beobachten ist. Auf solche Differenzen in der Furchung lenken die meisten Forscher wenig Aufmerksamkeit, indem sie nur diejenigen Fälle näher beschreiben, welche sie als typisch und ganz »normal« betrachten. Wir halten aber solche die Furchungsvariabilität betreffenden Tatsachen für sehr wichtig und interessant sowohl in entwicklungsmechanischer Hinsicht, weil sie ein weitgehendes Regulationsvermögen beweisen, wie auch deshalb, weil überhaupt ein Registrieren von solchen Abweichungen nicht selten Meinungsverschiedenheiten und Beobachtungsdifferenzen zwischen den Forschern zur Genüge erklären kann. Der Verlauf der embryonalen Entwicklung folgt, unsrer Meinung nach, nur selten in allen Einzelheiten streng denselben, exakt mathematisch definierbaren Regeln, vielmehr läßt sich hier gewöhnlich ein am häufigsten hervortretender Typus unterscheiden, neben welchem aber Schwankungen

im Verlaufe der betreffenden Prozesse hervortreten, die jedoch nicht als Anomalien bezeichnen werden können, da im weiteren Entwicklungsverlaufe Regulierungen zustande kommen.

Das nächste Entwicklungsstadium ist das Achtzellenstadium. Dasselbe entsteht ganz regelmäßig infolge einer dexiotropen Teilung aller vier Blastomeren. Wir erhalten auf diese Weise ein Stadium mit vier Macromeren: 1 *A*, 1 *B*, 1 *C*, 1 *D* und vier Micromeren: 1 *a*, 1 *b*, 1 *c*, 1 *d*, welche oberhalb der Macromeren und abwechselnd mit denselben liegen und kleinere Dimensionen als diese letztere besitzen, wobei zwischen den Micromeren gewöhnlich, ebenfalls wie unter den Macromeren, zwei etwas größere Zellen 1 *c*, 1 *d* und zwei etwas kleinere 1 *a*, 1 *b* unterscheidbar sind. Die vier Micromeren sind die Micromeren des ersten Quartetts. Diese vier Micromeren sind so gelagert, daß die Micromere 1 *b* und 1 *d* sich in dem Mittelpunkte miteinander berühren, während die Micromeren 1 *a* und 1 *c* voneinander geschieden sind, d. h. nicht zusammenstoßen, mit einem Worte, es existieren auch hier Verhältnisse, welche an die Brechfurche bei der zweiten Teilung des Eies erinnern, obwohl die Ähnlichkeit nur auf dem Endstadium, nicht aber auf der Entstehungsweise der Furchen beruhen. In Fig. 22 (Taf. II) sehen wir ein Ei dieses Stadiums so gelagert, daß wir etwas seitlich auf den oberen, d. h. den Micromerenpol desselben blicken. Man sieht hier sehr deutlich, wie die Micromeren 1 *a* und 1 *c* weit voneinander abstehen und durch die Micromeren 1 *b* und 1 *d* im Mittelpunkte geschieden sind, während diese zuletzt erwähnten Micromeren miteinander sich im Mittelpunkte auf einer ziemlich großen Strecke berühren. Es ist sehr interessant, daß während (Fig. 22) in den Micromeren 1 *a* und 1 *b* der Kern im Ruhestadium ist, in den Micromeren 1 *c* und 1 *d* wir eine Kernspindel sehen, was mit einer nicht synchromen weiteren Teilung der vier Micromeren im Zusammenhange steht.

Wir konnten nämlich erwarten, in Anbetracht der bei andern Formen mit Spiraltypus der Furchung üblichen Verhältnisse, daß das nächste Stadium ein 16-zelliges sein würde. In unserm Falle aber sind die Verhältnisse, infolge bedeutender Heterochronismen, different. Nach dem achtzelligen Stadium folgt nämlich gewöhnlich zuerst ein zehnzelliges Stadium und zwar dadurch, daß anfangs nur die Zellen 1 *c* und 1 *d* des ersten Quartetts einer Teilung unterliegen, nämlich einer leiotropen. Erst etwas später erfolgt die Teilung der beiden andern Micromeren und noch später der vier Macromeren: Wir sahen schon in Fig. 22 die Kernteilungsspindel in

den Micromeren 1 c und 1 d, während in allen andern Blastomeren der Kern in Ruhestadium war.

Die vier aus der Teilung der Blastomeren 1 c und 1 d entstandenen Zellen. sind nach den üblichen Bezeichnungsformeln als $1c^1$, $1c^2$, $1d^1$, $1d^2$ zu nennen.

Im Zehnzellenstadium besteht also das Ei aus folgenden Blastomeren:

$$1A - 1a$$
$$1B - 1b$$
$$1C < \begin{matrix} 1c^1 \\ 1c^2 \end{matrix}$$
$$1D < \begin{matrix} 1d^1 \\ 1d^2 \end{matrix}$$

Dieses Entwicklungsstadium ist in Fig. 23 (Taf. II) dargestellt und zwar ist das Ei hier von der Seite gesehen. Unten erblicken wir hier die Macromeren 1 A, 1 B, 1 C, 1 D in noch ungeteiltem Zustande, oben die Micromeren 1 a, 1 b ungeteilt, und außerdem 1 c^1, neben welcher unten die Micromere 1 c^2 liegt und 1 d^1, neben welcher unten die Micromere 1 d^2 gelagert ist.

Wir müssen hier hervorheben, daß auch die Teilung der Micromeren 1 c und 1 d nicht immer zur Bildung von Zellen gleicher Größe führt; im Gegenteil sehr oft teilt sich nämlich die Micromere 1 d in eine kleinere obere ($1d^1$) und in eine viel größere untere Zelle ($1d^2$). Diese Ungleichheit in den Teilungsprodukten der Blastomere 1 d sehen wir nämlich in Fig. 23. Häufiger sind aber diese vier Zellen gleich groß, wie wir es nämlich in Fig. 24 (Taf. III) erblicken, welche das Ei vom oberen Pol gesehen darstellt.

Das nächste Stadium ist das Zwölfzellenstadium, welches aus dem vorher beschriebenen dadurch entsteht, daß auch die Zellen 1 a und 1 b des ersten Quartetts einer leiotropen Teilung unterliegen, so daß in dieser Entwicklungsphase vier Macromeren und acht Micromerenprodukte des ersten Quartetts vorhanden sind, und zwar:

$$1A < \begin{matrix} 1a^1 \\ 1a^2 \end{matrix}$$
$$1B < \begin{matrix} 1b^1 \\ 1b^2 \end{matrix}$$
$$1C < \begin{matrix} 1c^1 \\ 1c^2 \end{matrix}$$
$$1D < \begin{matrix} 1d^1 \\ 1d^2 \end{matrix}$$

Ein zwölfzelliges Stadium erblicken wir in Fig. 25, wo das Ei vom oberen Pol gesehen abgebildet ist.

Ehe wir zum weiteren Verlauf der Furchung übergehen, bemerken wir, daß es für unsre Form sehr charakteristisch ist, daß hier viele gleichzeitige Teilungen der Micromeren wie auch der Macromeren in der Weise erfolgen, daß die Teilungsprodukte nicht alternierend und dabei genau oberhalb oder unterhalb der andern aus derselben Teilung resultierenden Zellen gelagert werden, sondern infolge einer schief und dabei fast horizontal zustande kommenden Zerlegung, d. h. einer dexio- oder leiotrop und dabei fast in derselben Fläche erfolgenden Teilung, zur Bildung von Zellenrosetten, kommt, die je aus acht Zellen bestehen, und fast in derselben Fläche liegen.

Es ist schon im obenbeschriebenen Zwölfzellenstadium eine Neigung zur Bildung einer achtzelligen Micromerenrosette zu beobachten, die auf den vier Macromeren ruht. Eine solche Lage der Teilungsprodukte ist in den nächst folgenden Stadien noch viel ausgeprägter und erschwert selbstverständlich in hohem Maße die Unterscheidung und Bezeichnung einzelner Blastomeren, da sehr wenig ausgeprägte Unterschiede in der Lage der Elemente und zwar im Niveau derselben zu Gesicht gelangen.

Nach dem zwölfzelligen folgt ein 16-zelliges Stadium und bald darauf ein 24-zelliges.

Das 16-zellige Stadium entsteht durch die Bildung des zweiten Micromerenquartetts infolge einer leiotropen Teilung der vier Macromeren und das 24-zellige Stadium durch eine dexiotrope Teilung der vier Micromeren des zweiten Quartetts und die Bildung von vier Zellen des dritten Quartetts infolge der dexiotropen Teilung der Macromeren.

Wir unterscheiden also im 16-Zellenstadium folgende Bestandteile des Embryos:

$$2A - 2a < \begin{matrix} 1a^1 \\ 1a^2 \end{matrix}$$

$$2B - 2b < \begin{matrix} 1b^1 \\ 1b^2 \end{matrix}$$

$$2C - 2c < \begin{matrix} 1c^1 \\ 1c^2 \end{matrix}$$

$$2D - 2d < \begin{matrix} 1d^1 \\ 1d^2 \end{matrix}$$

Im 24-Zellenstadium besteht der Embryo aus folgenden Blastomeren:

$$3A - 3a -\!\!< \begin{matrix} 2a^1 \\ 2a^2 \end{matrix} -\!\!< \begin{matrix} 1a^1 \\ 1a^2 \end{matrix}$$

$$3B - 3b -\!\!< \begin{matrix} 2b^1 \\ 2b^2 \end{matrix} -\!\!< \begin{matrix} 1b^1 \\ 1b^2 \end{matrix}$$

$$3C - 3c -\!\!< \begin{matrix} 2c^1 \\ 2c^2 \end{matrix} -\!\!< \begin{matrix} 1c^1 \\ 1c^2 \end{matrix}$$

$$3D - 3d -\!\!< \begin{matrix} 2d^1 \\ 2d^2 \end{matrix} -\!\!< \begin{matrix} 1d^1 \\ 1d^2 \end{matrix}$$

In diesem Stadium unterscheiden wir zwei Rosetten zu je acht Zellen und zwar eine oberste Rosette, die aus den Micromeren $1a^1$, $1a^2$, $1b^1$, $1b^2$, $1c^1$, $1c^2$, $1d^1$, $1d^2$ besteht, eine unter dieser liegende Rosette, die aus den Micromeren $2a^1$, $2a^2$, $2b^1$, $2b^2$, $2c^1$, $2c^2$, $2d^1$, $2d^2$ besteht, dann unterhalb dieser Rosette vier Micromeren des dritten Quartetts ($3a$ bis $3d$) und endlich am unteren Pole des Embryos die vier Macromeren 3 *A* bis 3 *D*. Bald beginnen aber die Zellen der beiden Rosetten, besonders aber diejenigen der obersten Rosette, die Teilungsprodukte des ersten Micromerenquartetts darstellen, sich sehr unregelmäßig anzuordnen. Daß selbst im 16-Zellenstadium diese unregelmäßige Zellenanordnung, und zwar eine verschiedenartige Verlagerung der Zellen in der obersten Rosette zustande kommen kann, das kann man aus der Fig. 26 ersehen, die uns ein Ei dieses Stadiums, vom oberen Pole betrachtet, darstellt. Wir sehen hier die vier großen Macromeren 2 *A* bis 2 *D*, die vier Micromeren des zweiten Quartetts 2 *a* bis 2 *d* oberhalb der ersteren und abwechselnd mit denselben liegend und endlich eine vollkommen irreguläre Anordnung der acht Micromeren, die aus der Teilung des ersten Micromerenquartetts entstanden sind. Drei von diesen Zellen liegen in der Mitte, vier sind nach rechts verschoben und eine nach links. In andern Fällen fanden wir eine andre Anordnung dieser Micromeren, die überhaupt eine große Neigung zu verschiedenartigen Verschiebungen aufweisen.

In Fig. 27 sehen wir ein Ei im 24-Zellenstadium, vom oberen Pol betrachtet. Wir finden hier eine Platte von ausnahmsweise sieben (infolge einer verspäteten Teilung einer Zelle) anstatt, wie gewöhnlich, acht Teilungsprodukten der vier Micromeren des ersten Quartetts (1). Wir sehen, daß diese Zellen eine ziemlich unregelmäßige Platte bilden, wobei zu bemerken sei, daß diese Teilungsprodukte des ersten Micromerenquartetts sehr oft eine Tendenz zur zweireihigen Anordnung auf-

weisen (vgl. auch die Fig. 28 aus einem späteren Entwicklungsstadium). Unter dieser am oberen Eipole liegenden Platte sehen wir eine Rosette aus acht Zellen, von denen es schwer zu sagen ist, welche Zellen höher und welche tiefer liegen. Diese Achtzellenrosette stellt das Teilungsprodukt der vier Micromeren des zweiten Quartetts dar. Unter diesen Zellen sieht man vier größere Blastomeren *3a*, *3b*, *3c*, *3d*, d. h. die Micromeren des dritten Quartetts und unter denselben endlich die vier Macromeren 3 *A*, 3 *B*, 3 *C*, 3 *D*.

Das nächste Stadium, in welchem der Embryo aus 32 Zellen besteht, bildet sich durch eine gleichzeitige leiotrope Teilung der vier Micromeren des dritten Quartetts und der vier Macromeren 3 *A*, 3 *B*, 3 *C*, 3 *D*, welche nach oben das vierte Micromerenquartett *4a*, *4b*, *4c*, *4d* und nach unten die Macromeren 4 *A*, 4 *B*, 4 *C*, 4 *D* entstehen lassen.

Das 32-Zellenstadium sehen wir in Fig. 28 abgebildet (ebenfalls vom oberen Pol betrachtet). Wir erblicken hier wieder eine aus unregelmäßig angeordneten (mit Tendenz zur zweireihigen Anordnung) Zellen bestehende Platte, — Produkt des ersten Micromerenquartetts (auch hier sind noch sieben anstatt acht Zellen in dieser Platte zu sehen). Unter dieser Platte liegt eine Rosette von acht Zellen, — Produkte der Teilung des zweiten Micromerenquartetts. Unterhalb dieser letzteren erblicken wir wieder eine Rosette von Achtzellen-Produkte der Teilung des dritten Micromerenquartetts und endlich unter diesen letzteren wieder eine achtzellige Rosette, in welcher es aber schon leichter ist, vier höher gelegene und vier tiefer gelegene Blastomeren zu unterscheiden, d. h. die Micromeren des vierten Quartetts *4a*, *4b*, *4c*, *4d* und die Macromeren 4 *A*, 4 *B*, 4 *C*, 4 *D*. Von diesen acht Zellen ist eine bedeutend umfangreicher als die übrigen und zwar die Blastomere *4d*, welche auch mehr nach außen hinausragt, als die übrigen Blastomeren des Embryos und manchmal auch durch ihre dunklere Färbung auffallend ist. Die Embryonen dieses sehr wichtigen Stadiums haben wir sowohl in vivo, wie auch an konservierten und aufgehellten Präparaten bei Rotierung in verschiedensten Richtungen unter Deckgläschen untersucht. In Fig. 29 ist noch ein Ei dieses Entwicklungsstadiums beim Anblick von der Seite und von dem oberen Pole abgebildet, und zwar teils nach einem konservierten und möglichst aufgehellten Präparat, teils aber auch mit Hilfe eines aus Modellierton von uns angefertigten Modells. Da das Ei in diesem Stadium nicht genug durchsichtig ist, so haben wir uns verschiedene Modelle angefertigt und dann dieselben mit den mit Hilfe eines Zeichen-

prismas bei verschiedener Lage der Eier ausgeführten Skizzen und Abbildungen verglichen, um somit zu möglichst sicheren und unzweideutigen Resultaten zu gelangen. Die Fig. 29 entstand eben teils, wie schon erwähnt, nach einer Zeichnung in vivo, teils aber nach solchen Vergleichsmodellen. Wir erblicken hier die uns bekannte Platte, die aus den Produkten der Teilung der Micromeren des ersten Micromerenquartetts entstanden ist und aus acht Zellen besteht (wieder eine zweireihige Anordnung der Zellen — 1). Unter dieser Platte sehen wir zwei je aus acht Zellen bestehende Rosetten, eine obere (2) und untere (3), die uns Teilungsprodukte der Micromeren des zweiten und dritten Micromerenquartetts darstellen, und endlich am unteren Pole des Eies eine Rosette aus acht Zellen (in der Abbildung sind nur deren vier zu sehen), von welchen vier die Micromeren des vierten Quartetts und die vier andern die Macromeren 4*A* bis 4*D* darstellen.

Von diesen untersten Zellen ist die Zelle 4*d* sowohl durch ihre Größe, wie auch durch ihre dunklere Farbe am meisten augenfällig. Wir bemerken schon im voraus, daß diese Zelle die Urmesoblastzelle ist.

Im nächsten Stadium, so weit es uns nachzuweisen gelungen ist, besteht das Ei aus 64 Blastomeren, die sehr wahrscheinlich infolge der gleichzeitigen Teilung aller 32 Blastomeren des vorhergehenden Stadiums entstanden sind. Weiteres Zählen der Blastomeren war an unserm Materiale unmöglich und zwar sowohl wegen der Undurchsichtigkeit des Materials in vivo (oder der konservierten und aufgehellten Eier) und der Kleinheit der Eier, wie auch deswegen, daß die durch weitere Teilungen entstehenden Blastomeren sich mehr oder weniger gleichmäßig auf der Oberfläche der Eikugel verteilen und keine Anhaltspunkte liefern, die uns ermöglichen könnten zu bestimmen, welche Zellengruppen aus der Furchung bestimmter Macro- und Micromeren entstehen. Schon im 64-Zellenstadium des Eies kann man leicht konstatieren, daß die große Micromere 4*d* sich in zwei Zellen geteilt hat, die durch ihren dunkleren Ton gewöhnlich leicht zu erkennen sind (Fig. 30 *M*, Taf. II). In dem betreffenden Stadium unterscheiden wir also an der einen, oberen Hälfte der Eikugel kleinere Zellen — Micromeren, Produkte der Micromeren des ersten, zweiten und dritten Quartetts, an der andern, unteren Hälfte — größere Elemente, Produkte der Teilung der Micromeren des vierten Quartetts und der Macromeren 4*A*—4*D*. Alle größeren Elemente der unteren Eihälfte liefern das primäre Entoderm, ausgenommen die zwei Zellen, entstanden aus der Teilung der Micromere 4*d*,

die die Urmesoblastzellen darstellen. Aus den kleineren Blastomeren der oberen Eihälfte entsteht das primäre Ectoderm.

Ehe wir zur weiteren Beschreibung des Entwicklungsganges unsrer Form übergehen werden, müssen wir mit einigen Worten die von uns beschriebenen Furchungsverhältnisse mit den Resultaten einiger andrer neueren Forscher in betreff der Eifurchung bei Nemertinen vergleichen.

Wir erwähnten schon, daß alle älteren Forscher, wie Barrois (2) (1877) bei *Lineus obscurus*, C. K. Hoffmann (17) (1877) bei *Tetrastema*, E. Metschnikoff (30, 31) (1882) bei *Lineus obscurus* und O. Bürger (5, 6) (1895) bei verschiedenen Nermertinenformen die Furchung durchwegs als eine totale und äquale beschrieben haben. Erst Lebedinsky (25), Salensky (52) (1884 bei *Monopora vivipara*) und Arnold (1) bei *Lineus gesserensis* haben nachgewiesen, daß die Furchung bei den Nemertinen eine totale aber inäquale ist und was die Gattung *Lineus* anbetrifft, so betonen wir die ganz genaue und richtige Beobachtung Arnolds, daß im Blastulastadium das Ei aus größeren Blastomeren in einer Hälfte und aus kleineren in der andern Hälfte besteht und daß die größeren Zellen das künftige Entoderm, d. h. die sich einstülpende Wand des Gastrulastadiums darstellen.

Erst die neuesten Forscher haben nachgewiesen, daß die Eifurchung der Nemertinen zu einem Spiraltypus gehört. Coë (10) (1899) sagt sogar, daß die Furchung bei Nemertinen eine am meisten ideale Illustration dieses Furchungstypus darbietet, was er bei *Micrura cocca* nachgewiesen hat. E. B. Wilson (56) (1903) und Ch. B. Wilson (57) (1900) bei *Cerebratulus lacteus*, Ch. Zeleny (61) (1904) an *Cerebratulus marginatus* wie auch N. Yatsu (59, 60) (1904, 1907) an *Cerebratulus* haben einstimmig bewiesen, daß die Eifurchung bei allen von diesen Forschern untersuchten Nemertinen nach einem Spiraltypus vor sich geht.

Nach E. B. Wilson und Zeleny teilt die erste meridionale Furche das Ei des *Cerebratulus* in zwei gleiche Blastomeren; die zweite meridionale Furche in vier. Im Vierzellenstadium sind also alle Blastomeren noch von ganz gleicher Größe; eine Brechungsfurche kommt fast nicht zum Vorschein. Durch die dritte, dexiotrope Teilung gelangen die vier Micromeren des ersten Quartetts zur Entwicklung, aber es ist für *Cerebratulus* sehr charakteristisch, daß hier die den Micromeren des ersten Quartetts entsprechenden vier Zellen größere Dimensionen aufweisen, als die Macromeren 1*A* bis 1*D*. Trotzdem bezeichnen beide Forscher die oberen, kleineren Zellen als Micromeren, und die unteren, größeren als Macromeren. Wir sehen also, daß bis

zum Achtzellen-stadium die Verhältnisse bei *Lineus* im allgemeinen denjenigen bei *Cerebratulus* entsprechen; die Differenzen beziehen sich aber darauf, daß: 1) bei *Lineus* sehr oft schon die erste Furche das Ei in zwei nicht vollkommen gleiche Blastomeren teilt (in die kleinere Blastomere AB und die etwas größere CD), 2) bei *Lineus* sind die vier Micromeren des ersten Quartetts kleiner als die Macromeren $1A$ bis $1D$.

Die Bildung des 16-Zellenstadiums erfolgt bei *Cerebratulus* durch leiotrope Teilung aller Blastomeren des vorhergehenden Stadiums. In dieser Hinsicht finden wir wieder eine Differenz beim Vergleiche mit *Lineus*, da bei dieser letzteren Form zuerst ein Zehnzellenstadium und ein Zwölfzellenstadium zum Vorschein kommt. Bei der Bildung des 16-Zellenstadiums beim *Cerebratulus* teilen sich die Macromeren äqual und liefern nach oben und leiotrop die vier Micromeren des zweiten Quartetts, die Zellen aber des ersten Micromerenquartetts teilen sich hier etwas inäqual. Das nächste Stadium beim *Cerebratulus* ist ein 28-Zellenstadium, und es entsteht durch eine dexiotrope Teilung sämtlicher Blastomeren des vorhergehenden Stadiums mit Ausnahme der Micromeren des zweiten Quartetts, welche in ihrer Teilung einer Verspätung unterliegen. Die durch die Teilung der Macromeren entstehenden vier Blastomeren sind Micromeren des dritten Quartetts. Die Zellen des ersten Micromerenquartetts werden dabei inäqual geteilt, die Zellen des zweiten Micromerenquartetts unterliegen im Gegenteil einer äqualen Teilung. Durch die Teilung der in der Furchung verspäteten Micromeren des zweiten Quartetts wird wahrscheinlich bald ein 32-Zellenstadium erreicht. Die erwähnten Forscher beschreiben nicht die Bildung von Zellen des vierten Micromerenquartetts und geben keine Angaben darüber, aus welcher Quelle die Urmesoblasten entstehen.

Das 32-Zellenstadium bei *Lineus* nach unsern Untersuchungen und das 32-Zellenstadium beim *Cerebratulus* unterscheiden sich also sehr wesentlich in ihren Bestandteilen, was aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist.

Das 32-Zellenstadium bei *Lineus*:

$$4A - 4a - \begin{cases} 3a^1 \\ 3a^2 \end{cases} - \begin{cases} 2a^1 \\ 2a^2 \end{cases} - \begin{cases} 1a^1 \\ 1a^2 \end{cases}$$

$$4B - 4b - \begin{cases} 3b^1 \\ 3b^2 \end{cases} - \begin{cases} 2b^1 \\ 2b^2 \end{cases} - \begin{cases} 1b^1 \\ 1b^2 \end{cases}$$

$$4C - 4c - \begin{cases} 3c^1 \\ 3c^2 \end{cases} - \begin{cases} 2c^1 \\ 2c^2 \end{cases} - \begin{cases} 1c^1 \\ 1c^2 \end{cases}$$

$$4D - 4d - \begin{cases} 3d^1 \\ 3d^2 \end{cases} - \begin{cases} 2d^1 \\ 2d^2 \end{cases} - \begin{cases} 1d^1 \\ 1d^2 \end{cases}$$

Das 32-Zellenstadium beim *Cerebratulus* (WILSON, ZELENY):

$$3A - 3a - \left\langle \begin{matrix} 2a^1 \\ 2a^2 \end{matrix} \right. - \left\langle \begin{matrix} 1a^{11} - 1a^{12} \\ 1a^{21} - 1a^{22} \end{matrix} \right.$$

$$3B - 3b - \left\langle \begin{matrix} 2b^1 \\ 2b^2 \end{matrix} \right. - \left\langle \begin{matrix} 1b^{11} - 1b^{12} \\ 1b^{21} - 1b^{22} \end{matrix} \right.$$

$$3C - 3c - \left\langle \begin{matrix} 2c^1 \\ 2c^2 \end{matrix} \right. - \left\langle \begin{matrix} 1c^{11} - 1c^{12} \\ 1c^{21} - 1c^{22} \end{matrix} \right.$$

$$3D - 3d - \left\langle \begin{matrix} 2d^1 \\ 2d^2 \end{matrix} \right. - \left\langle \begin{matrix} 1d^{11} - 1d^{12} \\ 1d^{21} - 1d^{22} \end{matrix} \right.$$

Aus diesen Zusammenstellungen erfolgt also, daß bei *Lineus* eine schnellere Furchung am unteren, vegetativen Pole und eine stark verspätete am oberen (ectodermalen) Pole des Eies zustande kommt, während beim *Cerebratulus* im Gegenteil eine schnellere Furchung am oberen, ectodermalen Pole und eine verspätete am unteren, vegetativen, entodermalen hervortritt.

Wir haben schon oben hervorgehoben, daß von keinem der erwähnten Forscher der Ursprung der Urmesoblasten aus irgendwelchen Blastomeren der frühen Entwicklungsstadien angegeben worden ist. Aber besonders interessant ist für uns die folgende Angabe E. B. WILSONS über die Bildung des Mesoderms: "At the time the lower hemisphere flattens, just before the invagination, two symmetrically placed mesoblast-cells pass into the cleavage-cavity near one end of the embryo and from them smaller mesenchyme-cells are budded forth, without however giving rise to definite mesoblast-bands as in the annelid embryo." WILSON ist der Meinung, daß es wahrscheinlich ist "that they (d. h. diese zwei Zellen) do not arise from the division of a single cell, like the coeloteloblasts of the ordinary annelidian or molluscan type, but are rather comparable to the ectomesoblast of these form or of the platode". In dieser Hinsicht sind wir mit E. B. WILSON nicht im Einklange, da nach unsern Untersuchungen die zwei Urmesoblasten eben aus der Teilung einer einzigen Zelle hervorgehen, welche von Micromeren des vierten Quartetts zum primären Entoderm zugerechnet werden müssen, abstammt. Bei dieser Gelegenheit, wozu wir noch später zurückkehren werden, müssen wir bemerken, daß auch SALENSKY zwei Urmesoblasten im Gastrulastadium bei *Monopora*, LEBEDINSKY (1897) aber bei *Drepanophorus spectabilis* und *Tetrastemma vermiculus* vier symmetrisch gelagerte »Urmesodermzellen«, zwei vordere und zwei hintere, von denen vier Mesodermstreifen, entstehen sollen, beschrieben haben. Nach COE entsteht das Mesoderm bei *Micrura coeca*

sehr wahrscheinlich aus zwei Quellen: aus großen hinteren Polzellen, welche denjenigen der Anneliden entsprechen sollen (Urmesoblasten, Mesoteloblasten) und aus Entodermzellen. Es ist für uns sehr interessant, daß Coe in der Blastula von *Cerebratulus marginatus* eine einzige primitive Urmesodermzelle beschreibt und abbildet, welche ebenfalls, seiner Meinung nach, einer solchen Zelle bei den Annelidenembryonen entspricht. Nach Arnold erscheinen die beiden Urmesodermzellen bei *Lineus obscurus* erst im Gastrulastadium symmetrisch zu beiden Seiten des Blastopors, während Hubrecht das Mesoderm bei dieser Species noch in unbestimmterer Art und Weise entstehen läßt, und zwar sowohl aus dem primären Ectoderm, wie auch aus Entoderm in Gestalt von zahlreichen mesenchymähnlichen Zellen, die in das Blastocöl einwandern. Die Angaben derjenigen Autoren, die den Furchungsgang nicht näher studiert haben (Barrois, Metschnikoff, Hubrecht, Arnold, Salensky, Lebedinsky), sind für uns überhaupt von einem geringeren Wert als Vergleichsdata. Weitere Schicksale der Urmesodermzellen werden wir unten besprechen.

IV. Über einige Abnormitäten in der Furchung.

Wir sahen oben, daß die Furchung bei *Lineus ruber* nach einem spiralen Typus, mehr oder weniger nach fixen Regeln verläuft, obwohl sich hier nicht unwesentliche Schwankungen beobachten lassen, die jedoch nicht als anormale bezeichnet werden können. Aber außer diesen Schwankungen lassen sich auch bedeutendere Abweichungen vom gewöhnlichen Furchungstypus konstatieren, die ohne Zweifel als ganz anormale, als pathologische gelten müssen, weil sie gewöhnlich zur Fragmentation des Eies in zahlreiche sehr kleine Elemente und endlich zum Absterben derselben führen.

In einer andern Arbeit (1913), über die Diovogonie bei *Lineus ruber*, haben wir (41) nachgewiesen, daß es infolge einer nicht vollkommenen Entwicklung von interovären Scheidewänden im Ovar (eventuell in den schon herausgetretenen Eikölbchen) sehr oft zur Verschmelzung von zwei benachbarten Eiern kommt, aus welchen ein Riesenembryo entsteht. Wenn aber mehr als zwei Eier zusammenschmelzen, kommt es zu keiner Regulation, wobei die Furchung höchst anormal verlaufen kann, sich in eine Art Eifragmentation verwandelt und zum Absterben dieser komplexen Eier führt. In solchen Fällen ist uns also die Ursache der anormalen Eifurchung oder besser gesagt, Eizerklüftung klar; mechanische Gründe verhindern die zusammengeklebten oder

schon zusammengeschmolzenen Eier eines Komplexes sich normal zu furchen.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, warum auch einzelne freie Eier verhältnismäßig so oft verschiedenen Störungen in der Furchung unterliegen. Wir meinen, daß es teilweise wahrscheinlich unbefruchtete oder überbefruchtete (d. h. von mehreren Spermien befruchtete) Eier sind, wofür besonders die mehrpoligen Mitosen in manchen dieser Eier zu sprechen scheinen. Teilweise können solche Abnormitäten in der Furchung aus mechanischen Gründen resultieren, weil einerseits die Eikölbchen von verschiedener Größe sind und anderseits enthalten sie eine verschiedene Anzahl von Eiern, und nun ist es möglich, daß eine ungünstige Lage mancher Eier im Eikölbchen und ein Druck seitens der Nachbareier zu gewissen Abnormitäten im Furchungsverlaufe führt oder gänzlich denselben unterdrückt. Für diese Annahme scheint der Umstand zu sprechen, daß wir sehr oft in demselben Eikölbchen einige Eier in einem schon weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium, z. B. im Blastula- oder Gastrulastadium, angetroffen haben, während andre neben diesen liegende Eier sehr verspätet in der Furchung waren und daneben irreguläre Zerklüftungszustände zeigten.

Wir möchten beispielsweise einige interessante Furchungsabnormitäten anführen.

In Fig. 42 sehen wir zwei Eier aus demselben Eikölbchen, beide sehr verspätet in der Furchung, da sie zwei Tage alt waren, und andre Eier desselben Alters wiesen schon gewöhnlich ein Blastulastadium auf. Von diesen verspäteten Eiern besteht das eine aus zwei Blastomeren, während das andre noch vollkommen ungeteilt ist, dabei es aber eine fünfpolige Mitose aufweist, während wir in dem andern Ei eine dreipolige Mitose in einer Blastomere und eine einfache Mitose in der andern finden. In Fig. 43 ist ein Ei desselben Alters abgebildet, welches aus zwei größeren und zwei kleineren Blastomeren besteht; in diesen letzteren sehen wir je eine Kernspindel, während in den größeren der Kern in einem Ruhestadium verharrt, so daß das nächste Entwicklungsstadium hier ein sechszelliges sein wird. Wir sahen auch mitunter sechszellige Embryonen.

Ein sehr irregulär zerklüftetes Ei sehen wir in Fig. 44: sieben Blastomeren, von welchen vier größer und drei sehr klein sind; an einem Pole einer größeren Blastomere liegen drei größere und an dem andern Pole die drei sehr kleinen Blastomeren.

Einige sehr anormale Eizerklüftungen sind auch in Fig. 45, 46, 47

abgebildet; alle diese Eier sind etwa 6 Tage alt; in denselben Eierkölbchen wie diese Eier fanden wir auch ganz normale und schon weiter in der Entwicklung vorgeschrittene Embryonen, als Blastulae oder Gastrulae.

In Fig. 45 sehen wir z. B. ein Ei, welches aus einer großen mittleren Blastomere und aus je vier kleineren jederseits, also zusammen aus neun Blastomeren besteht. In Fig. 46 — eine größere Blastomere mit einer queren Furche und mehreren Kernen und lateral je zwei kleineren, die symmetrisch beiderseits liegen. In Fig. 47 besteht das Ei aus vier Blastomeren, einer großen mittleren und drei kleineren, von welchen zwei an der einen Seite und eine an der andern, dicht der großen Blastomere angeschmiegt liegen. Wir können noch sehr viele ähnliche Beispiele einer irregulären Furchung oder Zerklüftung anführen, in welchen die verschiedenartigsten Umlagerungen und Größendifferenzen zwischen den Blastomeren zu beobachten sind. Manche Eier besitzen in den unregelmäßig angeordneten Blastomeren viele (zwei bis sechs oder noch mehr) Kerne und manche bestehen aus einigen größeren oder mittleren und einer großen Anzahl von winzig kleinen Elementen, etwa Fragmenten der Blastomeren, welche wie kleine Knospen den größeren ansitzen; in solchen sich zerklüftenden Eiern waren viele Zeichen einer Involution zu beobachten.

V. Die Blastula und Gastrula.

Wir haben oben bemerkt, daß manchmal schon im Vierzellenstadium in der Mitte des Eies eine kleine Höhle — Anfang des Blastocöls zum Vorschein kommt. Dieselbe tritt immer schon im Achtzellenstadium hervor und vergrößert sich bedeutend mit dem weiteren Fortschritte der Entwicklung. Das Blastulastadium erscheint also überhaupt sehr früh in der Entwicklung des *Lineus ruber*.

In Fig. 31 sehen wir einen Durchschnitt durch die Blastula im 24-Zellenstadium. Am unteren Pol sehen wir hier große Blastomeren (Macromeren), am oberen die viel schmäleren Micromerenprodukte des ersten Micromerenquartetts. In der Mitte sehen wir eine ansehnliche Höhle, die — da die Blastomeren gegen dieselbe keilförmig verengt sind — zwischen die centralen Enden der Blastomeren hineindringt.

In Fig. 32 und 33 sehen wir Durchschnitte durch die Blastula im 32-Zellenstadium. Schon in diesem Stadium, manchmal aber noch etwas früher und in andern, selteneren Fällen etwas später, kann man eine A b f l a c h u n g d e s E m b r y o s beobachten, die aber nicht,

wie es zu erwarten wäre, an dem unteren Pol, sondern an dem oberen zum Vorschein kommt. Diese Abflachung ist aber nur eine vorübergehende Erscheinung, da später die Einstülpung am gegenüberliegenden Pol des Eies erfolgt.

Diese Abflachung am oberen Pol ist besonders in Fig. 33 zu sehen. Unter den großen Blastomeren des unteren Eipols können wir in Fig. 32 die große Urmesodermzelle (*M*) unterscheiden, deren Lage dem hinteren Ende des Embryos entspricht. Ein viel älteres Blastulastadium erblicken wir in Fig. 34, wo die Abflachung schon am unteren vegetativen Pol zum Vorschein kommt, wo bald die Einstülpung erfolgt.

Interessant sind auch die zwei späteren Blastulastadien, die im optischen Durchschnitt in vivo bei schwacher Vergrößerung in Fig. 35 und 36 abgebildet sind. In Fig. 35 ist das Ei rund, in Fig. 36 ist es mehr abgeflacht in dorsoventraler Richtung; in beiden Eiern sehen wir zwei durch ihre Größe und dunklere Farbe auffallende Zellen in der vegetativen (unteren) Hälfte des Eies — das sind die uns bekannten Urmesodermzellen, die aus der früh zustande kommenden Teilung der Zelle 4*d* hervorgegangen sind.

Die Art und Weise der Gastrulabildung ist für unsre Form sehr charakteristisch und zwar ehe die Einstülpung erfolgt, plattet sich die Blastula in dorsoventraler Richtung ab, so daß sie eine schüsselartige Gestalt annimmt, eine Art Placula. Wir sehen das z. B. in der Fig. 37 oder 39. Nun erfolgt die weitere Einstülpung, indem die Ränder der schüsselartigen Blastula, wo das Entoderm in das Ectoderm übergeht, gegeneinander, d. h. gegen den Mittelpunkt wachsen und auf diese Weise wird die abgeplattete Gastrula in eine kugelförmige umgestaltet, indem sich das Entoderm tief einstülpt und das Ectoderm anstatt abgeflacht zu sein einer Verwölbung unterliegt. Diesen Übergang sehen wir sehr deutlich beim Vergleich der Fig. 37, 38, 39, 40 und 41. Eine Abflachung der Blastula vor der Invagination hat richtig HUBRECHT (19) bei *Lineus obscurus* abgebildet, und zwar in Fig. 4 und 5 seiner Hauptarbeit aus dem Jahre 1885.

In allen unsern Abbildungen sind die eingestülpten Entodermzellen viel höher als die des äußeren Keimblattes, was ganz verständlich in Anbetracht dessen ist, daß am vegetativen Eipol ja die Blastomeren immer größer waren als am animalen (oberen). Sie sind umfangreicher als die ectodermalen auch deshalb, weil sie sehr oft am Grunde bauchig erweitert sind, was wir niemals in den Zellen des äußeren Blattes der Gastrula gefunden haben. Diese Differenzen sind sehr klar aus unsern

Abbildungen Fig. 37. 38. 39, 40 ersichtlich. In dieser Hinsicht müssen wir einige Bemerkungen SALENSKYS (54) berichtigen. Dieser höchstverdiente Forscher äußert sich nämlich in betreff dieser Angelegenheit folgendermaßen (1912): »Alle bisher embryologisch untersuchten Nemertinenarten durchlaufen eine invaginierte Gastrula, bei welcher das Entoderm aus etwas kleineren Zellen als das Ectoderm besteht. Eine Ausnahme davon bietet die Gastrula von *Tetrastemma*, bei welcher, nach LEBEDINSKY, die Entodermzellen sehr lang und flaschenförmig erscheinen sollen.« Nun müssen wir bemerken, daß die Angabe LEBEDINSKYS keine Ausnahme in dieser Hinsicht darbietet, weil schon HUBRECHT in den Fig. 5, 6, 7, wie auch 90, 91, 92 seiner Hauptarbeit (1885) über die Embryologie des *Lineus obscurus* die entodermalen, eingestülpten Zellen als viel größere Elemente abgebildet hat, als die ectodermalen. In Fig. 5 seiner Arbeit sind die eingestülpten Zellen nicht nur viel höher, sondern auch am Grunde bauchig erweitert, ganz ebenso wie wir es beim *Lineus ruber* gesehen haben. Auch in Fig. 3 von ARNOLDs Arbeit über *Lineus gesserensis* sind die entodermalen Zellen viel höher als die ectodermalen. Auch METSCHNIKOFF (1882) sagt, daß bei *Lineus lacteus* in der Blastula »die anfangs ziemlich ungleichmäßigen Blastodermzellen ordnen sich in zweierlei Elemente, wovon die unteren (Entodermzellen) dicker und größer als die oberen (die Ectodermzellen) erscheinen.«

Was die Blastoporschließung anbelangt, so bemerkt SALENSKY (54), daß sie eine Regel nur bei den sich direkt entwickelnden Nemertinen darstellt, während bei den im Inneren des Pilidiums oder der DESORschen Larve entstehenden Nemertinen niemals eine Blastoporschließung zustande kommt. BARROIS, HUBRECHT und ARNOLD geben einstimmig an, daß das Blastopor in die Mundöffnung übergeht. Nach METSCHNIKOFF (1882) und COË (1889) soll die Mundöffnung als eine Neubildung betrachtet werden, da sich das Blastopor vertieft und durch die Kommunikationsöffnung zwischen dem Mitteldarm und dem Vorderdarm dargestellt wird.

Nach SALENSKY (1912) entsteht die Mundöffnung der Pilidiumnemertine nicht aus dem Blastopor, sondern bildet sich aus der Öffnung, »die durch die Abschnürung der oberhalb des Blastoporus liegenden Portion des Vorderdarmes entsteht«.

Was die Verhältnisse bei *Lineus ruber* nach unsern Untersuchungen anbelangt, so können wir hier nur kurz darauf hinweisen, daß der Blastoporus einer Schließung unterliegt, an derjenigen Stelle aber, wo es zur Schließung desselben kam, eine se-

kundäre Ectodermeinstülpnug zum Vorschein kommt, aus der sich der Vorderdarm bildet. Wir begnügen uns hier mit dieser kurzen Bemerkung, das Nähere werden wir unten bei der Besprechung der weiteren Entwicklungsvorgänge darstellen.

VI. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes.

Wir haben schon oben gesehen, daß im Blastulastadium, wenn der Embryo aus 32 Blastomeren besteht, eine Urmesodermzelle erscheint, die bald einer Teilung unterliegt, so daß im 64-Zellenstadium zwei große, dicht nebeneinanderliegende Mesodermzellen in der Blastulawand zu liegen kommen.

Diese Zellen liegen nahe der unteren Fläche des Eies und am künftigen hinteren Ende des Embryos. Wenn die Einstülpung beginnt, so werden diese zwei Zellen durch die sich vertiefende entodermale Wand mitgegriffen, so daß sie jetzt in dem primären Entoderm nahe dem künftigen hinteren Ende des Embryos zu finden sind. Beide Zellen, dicht nebeneinander wie Zwillinge liegend, unterscheiden sich deutlich von den umgebenden Zellen des primären Entoderms dadurch, daß sie 1) umfangreicher sind, 2) mit dem unteren bauchig erweiterten Ende tiefer als andre Zellen in die primäre Leibeshöhle hineindringen und 3) sich gewöhnlich etwas intensiver als die Nachbarzellen färben. Wir sehen diese Zellen in Fig. 37 (Taf. IV), wo der Schnitt so durchgeführt worden ist, daß hier nur eine Zelle zum Vorschein kommt, in Fig. 38 (Taf. IV), wo die beiden Zellen nahe dem einen Ende des Embryos — dem hinteren Ende — dicht nebeneinander liegen, in Fig. 39 (Taf. IV), wo die beiden Zellen mehr vertieft im Blastocöl mit ihren erweiterten basalen Enden liegen und eine birnförmige Gestalt aufweisen, indem ihr distaler Teil ziemlich stark verschmälert ist (besonders in der rechten Zelle). In der Einzahl sieht man wieder die Urmesodermzellen in dem etwas mehr fortgeschrittenen Gastrulastadium, Fig. 40 (Taf. IV), da hier wieder der Schnitt so durchgeführt worden ist, daß die zweite Zelle erst an andern, benachbarten Schnitten vorhanden war.

In Fig. 40 liegt die hier vorhandene Mesodermzelle schon sehr tief und ist im Begriff, sich von dem Komplex der benachbarten Zellen loszutrennen und in das Blastocöl einzutreten. Das geschieht wirklich sehr bald. In noch weiter vorgeschrittenen Gastrulastadien sehen wir die beiden Urmesodermzellen schon im Blastocöl liegen, und zwar beiderseits der eingestülpten Gastrulawand, d. h. des Archenterons. Wir sehen z. B. diese Zellen beiderseits des Archenterons, zwischen

diesem letzteren und dem primären Ectoderm im Blastocöl liegend in Fig. 48. Die Zellen beginnen aber bald nach dem Hineintreten in das Blastocöl sich zu teilen, wobei jedoch die Produkte derselben keine regulären Streifen bilden, sondern ganz lockere Zellenanhäufungen darstellen, die frei im Blastocöl liegen, ehe sie den weiteren Veränderungen zu unterliegen beginnen. Solche Teilungsprodukte der Urmesodermzellen sehen wir in Fig. 41 (Taf. IV), 49 (Taf. V), wo sie lockere Anhäufungen nahe der Bauchseite des Embryos bilden. Auch in Fig. 50 (Taf. V) sehen wir diese Zellen hauptsächlich nahe der Bauchseite des Embryos liegen, in der Umgebung derjenigen Stelle, wo der Blastoporus vorhanden war.

Die Urmesodermzellen bilden aber keineswegs die einzige Quelle der Mesodermelemente. Eine nicht unansehnliche Anzahl derselben entspringt noch weiter dem primären Entoderm; es lösen sich hier und da einzelne Elemente vom primären Entoderm ab, die bald ebenfalls in das Blastocöl einwandern und sich mit denjenigen Zellen, die aus den beiden Urmesodermzellen entstanden sind, vermengen, so daß sie nicht mehr von denselben unterschieden werden können.

Die Bildung der Mesodermelemente aus dem primären Entoderm ist nur während des Gastrulastadiums zu beobachten, in späteren Stadien fanden wir niemals irgendwelche Bilder, aus welchen man den Schluß ziehen könnte, daß die Mesodermbildung noch weiter vor sich gehe. In Fig. 41 sehen wir im primären Entoderm rechts zwei Zellen, die viel tiefer in das Blastocöl hineindringen und neben denselben eine dritte Zelle, die sich schon abgetrennt hat. Auch in Fig. 49 finden wir einige Entodermzellen, die im Begriff sind, sich abzutrennen. Überhaupt geht dieses Abtrennen von einzelnen Mesodermzellen aus dem primären Entoderm auf zweifachem Wege vor sich, und zwar: 1) manche Zellen trennen sich keilförmig von den benachbarten ab, treten aus dem Zellenverbande einfach aus und wandern in die Blastocölhöhle, 2) andre entstehen durch eine mehr tangentielle Teilung der betreffenden Entodermzellen; die Zelle zerfällt in ein proximales und distales Element, und das dem Blastocöl zugekehrte Element wird frei und tritt in dasselbe hinein.

Wir müssen hier gleich bemerken, daß zwar auch aus dem primären Ectoderm in späteren Entwicklungsstadien der Gastrula und auch während der Entwicklung der Keimscheiben der Desorschen Larve viele Zellen abgetrennt und frei werden, dieselben verbleiben aber entweder immer in der nächsten Nachbarschaft des primären Ecto-

derms, verharren außerhalb der Keimscheiben und tragen somit keineswegs zur Bildung des Mesoderms bei, oder sie unterliegen im Embryokörper einem Zerfalle, indem sie nur als Ernährungsstoffe dienen. Zur näheren Betrachtung dieser Zellen werden wir noch unten zurückkehren, wenn von der Bildung der Keimscheiben die Rede sein wird.

Wenn wir die Urmesodermzellen, welche den Mesoteloblasten entsprechen, wie auch die Produkte ihrer Vermehrung als echtes Mesoblast (im Sinne der Gebrüder Hertwig, Cölomtheorie) bezeichnen möchten, so können wir die Mesodermzellen entodermalen Ursprunges, die sich nachträglich von der Wand des Archenterons abtrennen, als Mesenchymzellen bezeichnen. Dieser Unterschied ist aber in unserm Falle nicht streng durchführbar, da die beiden Arten von Mesodermzellen sich miteinander mischen und die Produkte der Urmesodermzellen keine deutlichen Mesodermstreifen bilden, in welchen eine von Anfang an einheitliche sekundäre Leibeshöhle auftritt, sondern sie stellen samt den aus der Archenteronwand auswandernden Zellen mehr oder weniger unregelmäßige und lockere Zellenanhäufungen dar, die dann teilweise der Darmwand, teilweise den inzwischen sich bildenden Keimscheiben anliegen und somit sich in ein splanchnisches und somatisches Blatt differenzieren, wobei fast immer eine Anzahl dieser Zellen in der durch diese Schichten umgrenzten Höhle (sekundäre Leibeshöhle) übrig bleibt, anfangs in geringerer Anzahl, später in größerer. Diese Verhältnisse, besonders die Differenzierung des Mesoderms in eine viscerale und parietale Schicht, sind z. B. in den Fig. 60, 62 (Taf. VI) zu sehen.

Wir haben schon oben die Literaturangaben über die Bildung des Mesoderms besprochen, inwiefern es sich um die Quelle der Urmesodermzellen handelte. Jetzt müssen wir noch einige Worte überhaupt der Frage über die Bildung der Mesodermelemente widmen:

Barrois (2) hat bekanntlich sehr irrtümlich die Mesodermelemente aus den Keimscheiben entstehen lassen. Diese Scheiben, die anfangs einschichtig sind, werden nach dem französischen Forscher mehrschichtig und differenzieren sich dann in das Hautepithel, in die Muskelelemente und das Bindegewebe, d. h. Parenchym, welches zwischen der Haut, den Muskeln und der Darmwand hervortritt. Diese falsche Beobachtung hat der sonst so sorgfältige Forscher ohne Zweifel dadurch gemacht, daß er alles nur in optischen Durchschnitten untersucht hat und er die auftretenden Zellenanhäufungen auf der inneren Fläche der Keimscheiben, infolgedessen, daß denselben die Mesodermzellen anliegen, irrtümlicherweise als Wucherungen der Scheiben selbst gedeutet hat.

Nach HUBRECHT (19) (*Lineus gesserensis*) entsteht das Mesoderm nach der Gastrulabildung sowohl aus Entoderm, wie auch aus Ectoderm. Die sich abtrennenden, einzelnen Zellen wandern in das Blastocöl. Die Mesodermzellen trennen sich vom primären Ectoderm durch eine Art Delamination ab, indem jede Zelle sich in ein distales und proximales Element teilt, wie es HUBRECHT in seinen Fig. 12, 13, 14 darstellt (Hauptarbeit vom Jahre 1885). »Es besteht kein Zweifel« — sagt HUBRECHT, »daß das primäre Epiblast einen sehr bedeutenden Anteil an der Bildung von Wanderzellen nimmt.« »Außer dem primären Epiblast,« sagt er weiter, »nimmt auch Hypoblast einen Anteil an der Bildung von Wanderzellen. Hier ist aber die Bezeichnung Delamination weniger anwendbar, weil das Hypoblast mit seinen hohen flaschenförmigen oder cylindrischen Zellen nicht als eine ,lamina' genannt werden kann; aber nichtsdestoweniger ist die Erscheinung unverkennbar, daß an der dem Blastocöl zugekehrten Seite des Hypoblasts an zahlreichen Stellen Zellteilungen stattfinden und die . . . von dem Zellverbande befreite Zellen als Wanderzellen im Blastocöl angetroffen werden.« Nach der Bildung des sekundären Ectoderms legen sich diese Zellen den Keimscheiben an. Diese Zellen bezeichnet HUBRECHT nicht als mesodermale, sondern als mesenchymatische und die Leibeshöhle ist nach ihm ein Blastocöl, welches dann mit der stärkeren Ausbildung des Darmes einer Reduzierung unterliegt und verschwindet, wobei die übrigbleibenden Reste des embryonalen Blastocöls die Blutlacunen darstellen; auch das Rhynchocöl ist ein Produkt der primären Leibeshöhle. Aus den Mesenchymzellen, die den Kopfkeimscheiben anliegen, soll sich nach HUBRECHT auch das Nervensystem entwickeln!

Diese, viele Irrtümer enthaltenden Angaben HUBRECHTS wurden später durch die sehr sorgfältigen Untersuchungen ARNOLDS (1) in vielen, sehr wesentlichen Hinsichten korrigiert. Vor allem beobachtete ARNOLD im Gastrulastadium die ersten mesodermalen Zellen rechts und links vom Blastopor; die Bildung von Mesodermzellen ist also lokalisiert; sie entstehen nach ARNOLD »an der Grenze des Ecto- und Entoderms«. Durch die wahrscheinliche Vermehrung dieser Zellen entsteht jederseits eine »Lamelle, die an die Mesodermstreifen der Anneliden erinnert«. Zwischen diesen beiderseits des Blastoporus angehäuften Zellen entsteht dann eine kleine Höhle. Die diesbezüglichen Beobachtungen ARNOLDS sind aber unsicher, er sagt allein, daß »wahrscheinlich die einschichtigen Mesodermlamellen durch die Zellteilung zweischichtig werden und daß die Höhle durch ein Aus-

einandergehen dieser Schichten zustande kommt«. In dieser Hinsicht, wie wir sahen, können wir nicht die Beobachtungen ARNOLDs bestätigen, da nach uns die Mesodermanhäufungen keine distinkten »Streifen« bilden und die Differenzierung in eine splanchnische und somatische Schicht durch eine mehr regellose Verlagerung der Zellen zustande kommt. ARNOLD sagt, daß ihm Schritt für Schritt die Entwicklung des Mesoderms zu beobachten nicht gelungen ist. Er sah die mesodermalen Zellen von verschiedenen Gestalten, rundliche, länglich-ausgezogene, die meist in ganz lockerem Verbande liegen und erst nachträglich sich in Schichten anordnen. Die Leibeshöhle, die durch diese Schichten begrenzt ist, nennt er »Schizocöl«.

Was die Frage anbelangt, ob sich die Mesodermzellen auch vom Ectoderm und Entoderm abtrennen, wie es HUBRECHT beschrieben hat, so sagt ARNOLD (1), der diese Zellen überhaupt als Mesenchymelemente bezeichnet, daß er in dieser Hinsicht nichts kategorisches ermitteln konnte. »Ich habe eine Abtrennung (der Zellen) vom Ectoderm nicht beobachtet,« sagt ARNOLD, »obwohl ich es nicht für unmöglich halte; was aber das Entoderm anbetrifft, so trennen sich wahrscheinlich von demselben Zellen ab.« Entgegen der Anschauung HUBRECHTs hält ARNOLD das Rhynchocöl für eine sekundäre Leibeshöhle, womit er mit METSCHNIKOFF und SALENSKY im Einklang steht. Auch wir sind der Meinung, daß diese Höhle eine sekundäre Leibeshöhle darstellt, worauf wir noch weiter unten zurückkehren werden.

Nach allem oben gesagten, sowohl nach unsern eignen Untersuchungen, wie auch nach denjenigen andrer Autoren, gelangen wir zum Schluß, daß bei Nemertinen und wenigstens bei den Lineiden das Mesoderm aus zweifacher Quelle entsteht: 1) aus Urmesoblastzellen, die sich sehr früh aus den Micromeren des vierten Quartetts differenzieren und 2) aus nachträglich schon im Gastrulastadium aus dem Entoderm sich abtrennenden Zellen. Die beiden Urmesoblastzellen, in hinterer Gegend des Eies ventral im Blastocöl liegend, vermehren sich und die nach vorn sich verlagernden Zellengruppen sind etwa den Mesodermstreifen der Anneliden zu vergleichen, obwohl sie keine Zellenstreifen oder Somiten bilden, vielmehr von Anfang an unregelmäßig zerstreut sind. Zu diesen Zellen gesellen sich die vom Entoderm sich abtrennenden Zellen, die vielleicht als Mesenchymzellen gedeutet werden können, die aber übrigens weder dem Habitus noch der prospektiven Bedeutung nach von den Produkten der Vermehrung der Urmesoblasten zu unter-

scheiden sind. Alle diese mesodermalen Elemente differenzieren sich bald in eine innere Schicht, die den Darm umgibt und in eine äußere, die dem sekundären Ectoderm anliegt; beide Schichten begrenzen die Leibeshöhle, die einer sekundären zu entsprechen scheint, die aber infolge von weiteren Umbildungen des Mesoderms (Bildung des Parenchyms, der Muskulatur) einer Reduktion unterliegt, wie es noch weiter unten dargelegt werden wird.

VII. Die Bildung der Keimscheiben der Desorschen Larve.

Lineus ruber entwickelt sich nach dem Desorschen Typus,d. h. es erscheint hier ein dem Pilidium entsprechendes Larvenstadium, welches aber keine frei lebende Larve darstellt, sondern bekanntlich in der Eimembran liegt. Wir haben hier eine verkürzte Entwicklung, eine Art Tachygenese vor uns. Da die Desorsche Larve und das Pilidium bei nahe verwandten Arten auftreten, z. B. bei dem *Lineus ruber* — die Desorsche Larve, bei *Lineus lacteus* — die Pilidiumlarve (diese letztere Tatsache hat schon Metschnikoff beobachtet und neulich, wie Salensky [51])in seiner neuesten Arbeit angibt, hat dieselbe Timofeeff in Villefranche s. m. bestätigt), so folgt schon aus diesem Umstande die nahe Verwandtschaft beider Larvenarten. Diese nahe Verwandtschaft hat in sehr interessanter Weise Salensky in seiner neuesten wichtigen und schönen Arbeit (1912) nachgewiesen und es ist für uns sehr erfreulich, daß auch wir manche neue Tatsachen in dieser Hinsicht anführen können, welche diese Ansicht des hochverdienten russischen Forschers in hohem Maße unterstützen.

Barrois hat bei *Lineus obscurus* vier ventrale Keimscheiben am Ende des Gastrulastadiums sich bilden sehen, welche vollkommen den durch Einstülpungen entstehenden vier Keimscheiben bei *L. lacteus* (nach Metschnikoffs Beobachtungen) entsprechen. Bei *L. lacteus* und überhaupt bei den mit einer Pilidiumlarve ausgestatteten Formen, entstehen diese vier ventralen Keimscheiben: ein prästomiales und ein poststomiales Paar, durch eine Art Invagination des primären Ectoderms, weshalb nach dem Abtrennen der eingestülpten Säckchen jedes derselben aus einer inneren und äußeren Wand besteht, von welchen die innere die eigentliche Keimscheibe darstellt, welche nach dem Verwachsen mit den benachbarten Keimscheiben das definitive (sekundäre) Ectoderm bildet, die äußere aber nur provisorisch ist und ein »Amnion« darstellt.

Beim *Pilidium* schließen sich die äußeren Öffnungen einer jeden dieser Einstülpungen auf die übliche Art und Weise zu, indem die

Ränder der Öffnung gegen das Centrum wachsen. Bei der Desorschen Larve kommt es aber nach Barrois in ganz andrer Art und Weise zum Verschlusse und zur Abtrennung der Scheiben. «Chez notre *Lineus*», sagt Barrois, «le bourrelet saillant qui se soulève sur le pourtour de la dépression ne se développe plus avec la même régularité que nous venons de décrire: deux modifications concernant 1) le mode de fermeture, 2) la structure du bourrelet saillant qui s'étend au dessus de la dépression. viennent altérer la marche des phénomènes: 1) Les bords des dépressions ne se soulèvent plus d'une manière uniforme sur toute la circonférence, mais ne donnent naissance au bourrelet saillant que sur l'une de leurs moitiés; le bourrelet a ici la forme d'un demi-cercle qui entoure la dépression d'un seul côté . . . 2) La seconde modification . . . a rapport à la structure de ce bourrelet. Au début, le bourrelet résulte d'un soulèvement des bords de la dépression; il est donc composé de deux lames cellulaires adossées l'une à l'autre . . . mais bientôt cette structure disparaît, et l'on ne retrouve plus au-dessus de la cavité qu'une seule lame cellulaire . . . Le feuillet supérieur . . . par suite de son accroissement beaucoup plus rapide . . . se détache du feuillet inférieur, chevouche au-dessus de lui, et s'étend au-dessus de la dépression . . . La plaque cellulaire invaginée n'est plus recouverte . . . que par l'exoderme; le feuillet qui tapissait la face interne de cette portion de l'exoderme (— l'amnios chez le *Pilidium* —) manque ici d'une manière complète.»

Dieser sehr interessanten Beobachtung Barrois', aus welcher hervorgeht, daß wenigstens in den allerersten Entwicklungsstadien der Keimscheiben wirklich eine Art Invagination und zwar an der einen Seite der Keimscheibenanlage zustande kommt, wurde von Hubrecht sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Er nennt die von Barrois beschriebene Einstülpung »schijnbare instulping« und obwohl Hubrecht (19) im Gegensatz zu Barrois die betreffenden Verhältnisse an Schnitten studiert hat, hat er merkwürdigerweise die Amnionbildung vollkommen übersehen und beschrieb die Keimscheibenbildung als eine Art einfacher Versenkung eines Teiles des primären Ectoderms, der mit benachbarten Teilen des Ectoderms jeden Zusammenhang verliert und vom primären Ectoderm nachträglich überwuchert wird. Diese, wie wir bald sehen werden, vollkommen falsche Beschreibung und Annahme Hubrechts, wurde von allen späteren Forschern angenommen und man betrachtete seither, daß zwischen der Bildung der vier Keimscheiben beim *Pilidium* einerseits und bei der Desorschen Larve anderseits eine wichtige Differenz vorhanden ist, die darin be-

steht, daß es beim *Pilidium* zur wahren Einstülpung und Amnionbildung kommt, bei der Desorschen Larve dagegen weder die erstere noch die letztere hervortritt. Bürger (6) sagt in seiner Monographie (1895): »Diese Bildungen (d. h. die Keimscheiben) nehmen hier (bei der Desorschen Larve) in andrer Weise als beim *Pilidium* vom Larvenectoderm ihren Ursprung, es bleibt nämlich die Bildung eines Amnions aus.«

Eine wichtige Entdeckung in betreff der Entwicklungsweise der Keimscheiben verdanken wir Arnold (1). Dieser Verfasser hat bedeutend die Angaben von Barrois erweitert. Er beschreibt bei *Lineus gesserensis*, daß zuerst eine seichte Einsenkung in der Mitte der Keimscheibe zustande kommt und dann »an einem Rande die Scheibe unter den Rand des benachbarten Ectoderms sich verschiebt« und »einerseits liegt die Scheibe etwa dem Ectoderm an, anderseits wächst sie unter dasselbe, indem sie die benachbarten Zellen mitzieht, die sich stark dabei verlängern und verschmälern. Dies geschieht nicht nur im ersten Moment des Scheibenwachstums, sondern auch später, bis die äußere Öffnung geschlossen wird«. Auf diese Weise kommt es nach Arnold zur Bildung eines Amnions, dessen Zellen sich dann infolge des weiteren Wachstums der Scheibe voneinandertrennen. »Somit,« sagt Arnold, »existiert hier die Anlage des Amnions so wie beim *Pilidium*, aber es kommt nicht zum Zusammenwachsen aller vier Anlagen und nur in diesem Sinne können wir sagen, daß kein Amnion bei der Desorschen Larve vorhanden ist.«

Unsre Untersuchungen sind in vollem Einklange mit denjenigen Arnolds. In allen vier Scheiben haben wir die Bildung des Amnions auf das deutlichste gesehen und wir können die Angaben Arnolds noch mit einigen neuen Einzelheiten vervollständigen. Die erste Anlage einer jeden Scheibe erscheint als eine Verdickung des primären Ectoderms, wo die Zellen höher werden. Dann erfolgt bald eine Versenkung in der Mitte der Scheibe. Während am ventralen Rande einer jeden Scheibe die Zellen derselben direkt in das umgebende Ectoderm übergehen, sehen wir am dorsalen Rande der Scheibe, daß sehr früh einige Zellen des umgebenden Ectoderms die Scheibe selbst überwuchern. Diese Überwucherung ist in Fig. 50 links zu sehen; wir erblicken hier Kerne von zwei etwas abgeplatteten Zellen, die den oberen Rand der Scheibe von außen überwuchern. Bisher gibt es noch keine Einstülpung. Bald aber wächst dieser dorsale Rand über die Keimscheibe gegen den ventralen Rand derselben, so daß es zur Bildung einer sichelförmigen Falte kommt, die aus zwei Zellen-

schichten besteht: einer äußeren, welche in das umgebende Ectoderm und einer inneren, welche in die versenkte Scheibe übergeht. Die betreffenden Verhältnisse sehen wir in Fig. 51 rechts, Taf. V.

Den Zusammenhang der Scheibe mit dem umgebenden Ectoderm sahen wir, ebenso wie ARNOLD, bis zum Verschluß der äußeren Öffnung. Diese letztere führt in eine abgeplattete Höhle hinein, begrenzt von der versenkten Scheibe und der inneren Schicht der Falte. Die äußere Öffnung hat zuerst eine sichelförmige Gestalt und sie schließt sich auf die Weise, daß zuerst die seitlichen Abschnitte zum Verschluß gelangen und erst am Ende — die mittlere Partie. Wenn wir z. B. einige Schnitte weiter nach vorn oder nach hinten von derjenigen Stelle, die in Fig. 51 dargestellt ist, betrachten, so sehen wir, daß es hier schon zum Verschluß der Öffnung und zur Bildung eines Amnions gekommen ist; wir sehen das in Fig. 52, während in der Mitte (Fig. 51) die Öffnung noch offen ist. Sehr bald aber erfolgt der Verschluß der äußeren Öffnung auch in der Mitte, wobei es zu einem sehr raschen Wachstum der Scheibe kommt, weshalb die Amnionzellenschicht stark ausgezogen wird. Die Scheibe wächst nämlich rascher gegen die Dorsalseite, wo sich die Falte zuerst gebildet hat, weshalb die Amnionzellen rascher gegen die Dorsalseite als ventralwärts ausgezogen werden.

Ein interessantes Stadium sehen wir in dieser Hinsicht in Fig. 53. Der Embryo war etwas älter als derjenige, dem die Fig. 51 und 52 entstammten. Wir sehen hier (Fig. 53), daß ventralwärts[1] die Scheibe in höhere Zellen des Amnions übergeht; dorsalwärts aber sind die Zellen der Amnionschicht stark abgeplattet und ausgezogen. In späteren Entwicklungsstadien, infolge des weiteren starken Wachstums der Scheiben, kommt es zur noch größeren Abplattung der Amnionzellen, die schon sehr ausgezogen und niedrig werden und voneinander sich abzutrennen beginnen, wie es in Fig. 61, 62 (Taf. VI), 55, 56 u. A (Taf. V) zu sehen ist. In späteren Entwicklungsstadien besteht oft das Amnion aus einer Plasmaschicht mit einer sehr geringen Anzahl von darin eingebetteten Kernen, wie es in Fig. 64 zu sehen ist; die Zellengrenzen sind unbemerkbar. In andern Fällen zerfällt das Amniongewebe in einzelne Zellen. Das primäre Ectoderm, welches außerhalb des Amnions übrig bleibt und eine provisorische Hülle bildet, kann als Serosa bezeichnet werden (Analogie mit Insektenembryonen).

Wir müssen hier noch eine wichtige Tatsache erörtern. Im Kapitel über die Mesodermentwicklung haben wir hervorgehoben, daß

[1] Der ventrale Scheibenrand ist in Fig. 53 nach oben gerichtet und vice versa.

nach HUBRECHTS Untersuchungen das primäre Ectoderm an der ganzen Oberfläche des Embryos sehr zahlreiche Wanderzellen liefert, die in die primäre Leibeshöhle wandern und samt den, dem Entoderm entstammenden Zellen Mesodermelemente bilden. Die Beobachtung HUBRECHTS, daß das primäre Ectoderm viele einzelne Zellen entstehen läßt, ist zutreffend, aber die Deutung dieser Tatsache ist falsch, da die Zellen nach unsern Untersuchungen außerhalb des Tierkörpers verbleiben oder wenigstens keine aktive Rolle in der Bildung irgendwelcher Organe oder Gewebe des Tieres spielen, vielmehr endlich samt dem primären Ectoderm zugrunde gehen. Und zwar trennen sich in früheren Entwicklungsstadien diese Zellen vom primären Ectoderm vorzugsweise an denjenigen Stellen ab, wo es zur Bildung der Scheiben kommt, und sie bleiben außerhalb des Amnions liegen, indem sie endlich samt diesem letzteren zugrunde gehen. Auch diejenigen Zellen, die sich vor der Bildung der Scheiben vom primären Ectoderm abtrennen, bleiben in nächster Nachbarschaft ihrer Bildungsstätte, dem primären Ectoderm innig angeschmiegt, um dann zu grunde zu gehen.

Wir sehen z. B. einige solche Zellen außerhalb des Amnions in Fig. 53, 55, 56, 63 (Taf. V u. VI). Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch HUBRECHT an seinen Präparaten die Amnionzellen gesehen hat, dieselben aber, da sie andern, vom Ectoderm sich abtrennenden Zellen dicht anliegen, als »Mesenchymzellen« ectodermalen Ursprungs gedeutet hat. Es ist auch interessant, daß manchmal ganze Partien von Ectodermzellen abgetrennt werden, sich ein wenig vertiefen und somit auf der Höhe der Keimscheiben selbst zu liegen kommen, aber immer mehr oder weniger deutliche Spuren einer Involution aufweisen; gewöhnlich stellen sie dann nur eine Plasmaschicht mit darin zerstreuten Kernen dar. Wir sehen eine solche vom primären Ectoderm (oder Serosa) abgetrennte Plasmapartie (* *) mit einigen Kernen in Fig. 63 (Taf. VI); solche Bildungen bleiben aber immer außerhalb des sekundären Ectoderms und gehen dann zugrunde. Wir werden unten sehen, daß zwar eine Anzahl von Zellen des primären Ectoderms in den Embryoleib durch die Spalten zwischen den Keimscheiben hineindringt, hier aber ebenfalls zugrunde geht.

Außer den zwei Paaren von Keimscheiben, die an der ventralen Seite des Embryos vor und hinter dem Blastoporus liegen, nimmt bekanntlicherweise an der Bildung der Körperwand des Wurmes im DESORschen Typus noch eine unpaare Dorsalscheibe Anteil,

welche zuerst von HUBRECHT bei *Lineus obscurus* beschrieben und Rückenlamelle (»rugplaat«) bezeichnet worden ist. Dieselbe bildet die Rückenwand der Nemertine. Man war lange Zeit der Ansicht, daß das Vorhandensein der Rückenlamelle oder, wie wir sie mit SALENSKY bezeichnen werden, der Rückenscheibe, eine Eigentümlichkeit der aus der DESORschen Larve sich entwickelnden Nemertinen ist und daß sie beim *Pilidium* gar nicht vorkommt.

ARNOLD war der Meinung, daß die Rückenscheibe eine »Neubildung in der phyletischen Entwicklung« derjenigen Nemertinen darstellt, welche sich aus der DESORschen Larve entwickeln.

Was die Art und Weise der Entstehung der Rückenscheibe anbelangt, so bestätigt ARNOLD in allen Einzelheiten die Beobachtungen HUBRECHTS. Sie bildet sich etwas später als die paarigen Scheiben und nach dem Typus einer Delamination. Die Delamination beginnt in der Mitte und schreitet dann gegen die Peripherie fort; es entsteht eine einschichtige Lamelle, die dem primären Ectoderm anliegt und von dem sie sich dann abhebt, zuerst in der Mitte und dann auch an den Rändern, wo der Delaminationsprozeß noch am längsten fortbesteht.

Es schien also sicher zu sein, daß die Rückenscheibe eine nur der DESORschen Larve eigentümliche Bildung sei und daß sie sich von den paarigen Keimscheiben sowohl des *Pilidiums* wie auch der DESORschen Larve dadurch unterscheidet, daß sie immer einschichtig ist und weder ein Amnion noch eine Amnionhöhle besitzt, indem sie durch eine einfache Delamination entsteht. Nun aber haben die wichtigen neuesten Untersuchungen SALENSKYS (1912) nachgewiesen, daß auch beim *Pilidium* die Rückenscheibe auftritt, wobei sie ebenfalls wie bei der DESORschen Larve »nicht in Form der Ectodermeinstülpung, sondern in Form einer Ectodermverdickung erscheint«; nachträglich aber differenziert sie sich im Gegensatz zur Rückenscheibe der DESORschen Larve, die immer einschichtig (nach den bisherigen Untersuchungen) sein soll, in zwei Schichten, von welchen die äußere als Amnion funktioniert. SALENSKY ist der Meinung, daß die Anlage der Rückenscheibe des *Pilidium* einschichtig ist, und daß »die Scheidung der Anlage in zwei Schichten erst in der späteren Entwicklungsperiode zustande kommt.«

Wir haben diese interessanten Untersuchungen SALENSKYS angeführt, weil sie mit unsern Beobachtungen in betreff des Verhaltens der Rückenscheibe bei der DESORschen Larve des *Lineus ruber* im schönsten Einklange bleiben — ein neuer wichtiger Beweis, daß zwischen der Entwicklung vermittels der freien *Pilidium*-Larve und der-

jenigen nach dem DESORschen Typus keine wesentlichen Unterschiede vorhanden sind. Bei beiden Formen existiert also die Rückenscheibe und wie wir bald sehen werden, bei beiden Formen entsteht sie durch eine Art Delamination und trotzdem differenziert sie sich in eine bleibende innere Schicht und in eine provisorische Amnionschicht! Die Entwicklung der Rückenscheibe vollzieht sich nach unsern Untersuchungen folgendermaßen: Es bildet sich hinten an der Rückenseite des Embryos, ein wenig später nach dem ersten Erscheinen der paarigen, ventralen Scheibenanlagen, eine kleine Ectodermverdickung, die sich in situ in zwei Schichten differenziert: in eine äußere und innere, wobei wir die Beobachtung ARNOLDS bestätigen, daß diese Differenzierung und Scheidung beider Schichten zuerst in der Mitte zustande kommt und erst dann gegen die Peripherie vorschreitet. Ehe aber noch die innere Schicht sich vollkommen von der äußeren, d. h. von dem primären Ectoderm abtrennt, beginnen sich die Zellen dieser inneren Schicht hier und da zu teilen und so kommt es zum Zerfall der inneren Schicht ebenfalls in zwei sekundäre Schichten, von welchen die innere aus hohen Zellen besteht und die eigentliche Keimscheibe als einen lokalisierten Teil des sekundären Ectoderms darstellt, während die äußere aus sehr abgeplatteten und in geringerer Anzahl hervortretenden Zellen besteht, die die Amnionschicht bilden.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung hebt sich diese äußere Amnionschicht von der inneren ab, legt sich inniger dem sekundären Ectoderm an und bleibt nur an der Peripherie mit der inneren in Verbindung, wobei eine ansehnliche Amnionhöhle entsteht. Das weitere Schicksal dieser Amnionschicht ist dasselbe, wie dasjenige der paarigen Keimscheiben, d. h. sie geht samt dem primären Ectoderm zugrunde.

Wir halten es für überflüssig, die ersten Stadien der Entwicklung der Rückenscheibe durch Abbildungen hier zu erläutern, da dieselbe durch die betreffenden Abbildungen in der Arbeit von HUBRECHT, wie auch in ARNOLDS Arbeit ganz zutreffend dargestellt worden ist. Wir geben hier deshalb nur Abbildungen derjenigen Stadien, in welchen die Amnionschicht (*A*) der Rückenscheibe (*DS*) sehr schön entwickelt ist und wo zwischen beiden Schichten eine Amnionhöhle vorhanden ist, wie wir es nämlich in Fig. 55 und 56 (Taf. V) erblicken können.

Wir sehen also, daß in der Entwicklung der paarigen ventralen und der unpaaren dorsalen Scheiben einerseits bei der *Pilidium*-Larve und anderseits bei der DESORschen Larve eine vollkommene und

augenfällige Übereinstimmung vorhanden ist, was auf eine sehr nahe Verwandschaft der betreffenden Formen hinweist und dafür spricht, daß die eine Entwicklungsform nur eine nicht wesentliche Modifikation der andern darstellt und zwar selbstverständlich, daß die DESORsche Larve eine nur verkürzte Entwicklungsmodifikation der freien *Pilidium*-Larve ist.

Bei dieser Gelegenheit möchten wir hier noch die folgende Bemerkung machen:

Die lose ins Wasser abgelegten Eier des eine *Pilidium*-Larve besitzenden *Lineus lacteus* sind mehr als zehnmal kleiner als diejenigen von *L. ruber*, dessen Eier sehr dotterreich sind. Da die Eier des *L. lacteus* so ungemein dotterarm sind, so kommt es natürlich sehr rasch zur Ausbildung der freischwimmenden *Pilidium*-Larve, welche dem Mangel an Material zur weiteren Entwicklung (zur Metamorphose) durch aktiven Nahrungserwerb auf eigne Faust abhilft. Die in dicken Schleimschnüren eingeschlossenen dotterreichen Eier von *L. ruber* entwickeln sich viel langsamer, da sie die große Menge von Dotter bewältigen und umarbeiten müssen. Diese Umarbeitung auf phagocytotischem Wege dauert länger als die Verdauung im Darm (bei der *Pilidium*-Larve des *L. lacteus*). In der DESORschen Larve bilden sich keine speziellen Organe für die Fortbewegung aus, da die im Eikölbchen oder besser gesagt, in der »Serosa« des Embryos eingeschlossene DESORsche Larve nur um sich selbst rotiert. In einem gewissen Stadium (nachdem die Serosa gänzlich von dem schon überall geschlossenen Embryo abgetrennt ist) kann man die biologisch höchst merkwürdige Erscheinung bemerken: die Embryohaut mit Wimpern versehen rotiert langsam um sich selbst und die im Innern eingeschlossene Larve oder sogar schon das kleine Tierchen rotiert ebenfalls selbständig! Es sind hier also, sozusagen, zeitweise zwei lebendige, ineinander eingeschachtelte Organismen zu unterscheiden!

Außer den beschriebenen fünf Derivaten des primären Ectoderms, d. h. der vorderen und hinteren ventralen Paare von Keimscheiben oder den Kopfscheiben und Rumpfscheiben und der unpaaren Dorsalscheibe erscheinen noch bekanntlich in der Entwicklung der DESORschen Larve, wie auch der *Pilidium*-Larve: 1) eine unpaare Anlage des Rüssels und 2) die paarigen Anlagen der Cerebralorgane, welche ebenfalls als frühe Differenzierungen des primären Ectoderms zum Vorschein kommen.

Was zuerst die paarigen Anlagen der Cerebralorgane anbelangt, so können wir die betreffenden Beobachtungen HUBRECHTS

im allgemeinen bestätigen. Diese Anlagen entstehen aus dem primären Ectoderm beiderseits des Blastoporus an der Ventralfläche des Embryos zwischen den Kopfscheiben einerseits (nach vorn) und den Rumpfscheiben anderseits (nach hinten).

Die Cerebralscheiben, wie wir dieselben bezeichnen werden, erscheinen zuerst als rundliche, scheibenförmige Verdickungen des primären Ectoderms, aus einer Schicht von hohen cylindrischen Epithelzellen bestehend. Bald vertieft sich jede Scheibe in der Mitte, wie wir es in Fig. 54 (Taf. V) von beiden Seiten des Blastopors sehen. An Horizontalschnitten erblickt man jedoch, daß diese Vertiefungen nicht ganz symmetrisch sind, vielmehr sich so gestalten, daß der vordere Rand einer jeden Vertiefung etwas stärker nach außen hinausragt als der hintere, so daß das blinde Ende der Vertiefung nach innen und nach vorn gerichtet ist, wie wir es in Fig. 57 links (Taf. V, *CS*) sehen können, die einen fast horizontalen, aber dabei einen etwas schiefen Längsschnitt durch den Embryo darstellt, infolgedessen links die Cerebralscheibe zu sehen ist, während an der rechten Seite eine entsprechende Scheibe erst an andern benachbarten, aus der mehr ventralen Körperregion stammenden Schnitten derselben Serie zu finden ist. In Fig. 58 (Taf. VI) sehen wir rechts die ganze Cerebralscheibe (*CS*), links aber nur einen kleinen Teil (*CS*) derselben. In beiden Schnitten erblicken wir außerdem die beiden präoralen (*KS*) und die beiden postoralen (*RS*) ventralen Keimscheiben (Kopf- und Rumpfscheiben). Während in allen diesen vier Scheiben eine Amnionschicht gut entwickelt ist, sehen wir in den Cerebralscheiben keine solche Schicht; hier kommt sie überhaupt gar nicht zur Entwicklung, wir können aber als eine reduzierte Anlage derselben eben die erwähnte kleine Falte ansehen, die am vorderen Rande der Scheibe zum Vorschein gelangt (Fig. 57, Taf. V, links), weil eine ähnliche Falte, stärker entwickelt und sich vergrößernd, zur Bildung der Amnionhöhle und des Amnions in den Kopf- und Rumpfscheiben führt, wie wir es oben gesehen haben.

Eine wichtige weitere Veränderung oder richtiger gesagt Verlagerung der Cerebralscheiben beruht auf Folgendem. Anfangs liegen die Scheiben beiderseits des Blastopors. Etwas später, wahrscheinlich infolge eines stärkeren Wachstums nach hinten, verlagern sich die Cerebralscheiben etwas gegen den hinteren Rand des Blastoporus. Außerdem aber, da eine Vertiefung des primären Ectoderms gegen das Prostoma, d. h. eine sekundäre Einstülpung zustande kommt (infolgedessen das Prostoma tiefer ver-

lagert wird, wie wir es noch weiter unten näher darstellen werden), so werden die beiden Cerebralscheiben etwas in die Tiefe mitgezogen, weshalb man einen Eindruck erhalten kann, als ob sie mit dem Anfangsteile des embryonalen Schlundes kommunizieren, was jedoch nur eine Täuschung ist. Wir müssen hier gleich betonen, daß die Cerebralscheiben im Zustande dieser Verlagerung keineswegs von uns mit den Ausstülpungen des embryonalen Schlundes, die als Nierenanlagen gedeutet werden (Hubrecht, Salensky usw.), verwechselt worden sind, da diese zuletzt erwähnten Bildungen erst etwas später zum Vorschein kommen, von uns ebenfalls gefunden und abgebildet worden sind, wie wir es weiter unten näher erörtern werden.

Die obenerwähnte Verlagerung der Cerebralscheiben ist aus den Fig. 65, 66, 67 ersichtlich, besonders wenn man dieselben (vor allem die Fig. 67) mit der Fig. 54 vergleicht. In Fig. 54 (Taf. V) liegen die beiden Cerebralscheiben ventral zu beiden Seiten des Blastoporus, aber in einer gewissen Entfernung von demselben; in Fig. 67 (Taf. VI) liegen sie schon beiderseits des Blastopors, aber schon sehr dicht daneben und ihre Wand geht direkt in diejenige des embryonalen Schlundes über. Links sehen wir die Öffnung der Scheibe, die sich schon stärker vertieft hat und einen Blindsack bildet; rechts ist der Blindsack etwas tiefer durchgeschnitten worden, so daß die äußere Öffnung nicht zu sehen ist. Wenn wir einige Schnitte derselben Serie etwas nach hinten von dem Schnitte Fig. 67 betrachten, so sehen wir (Fig. 65, 66, Taf. V), daß die beiden Cerebralscheibensäcke etwas nach hinten von der hier schon verengten Mundöffnung liegen und daß ihre äußeren Öffnungen gegeneinander gerichtet sind. Wir müssen hier bemerken, daß auch Hubrecht (1885) eine ähnliche Verlagerung in seinen Fig. 23 und 35—42 abgebildet hat, weil in Fig. z. B. 23, 35, 37 die beiden Cerebralscheibenanlagen (bezeichnet durch *q*) ganz oberflächlich beiderseits des Blastopors liegen, in Fig. 42 dagegen mehr in die Tiefe gerückt sind, so daß sie einen Eindruck machen, als wären sie Ausstülpungen des embryonalen Schlundes, ganz in ähnlicher Weise, wie in unsrer Fig. 67 oder 55. Hubrecht legt aber keinen besonderen Nachdruck auf diese Verlagerung, die, unsrer Meinung nach, mit einer sekundären Weitereinstülpung am Blastopor im innigen Zusammenhange bleibt. Die äußeren Öffnungen der beiden Säckchen bilden später die äußeren Mündungen der Cerebralkanäle der Cerebralorgane, die sich aus den vertieften Abschnitten der Einstülpungen entwickeln.

Die Entwicklungsweise der Anlagen der Cerebralorgane, wie sie von uns dargestellt worden ist, entspricht also ebenfalls, wie die

Entstehung andrer Derivate des primären Ectoderms, den Verhältnissen beim *Pilidium*, besonders nach den neuesten Untersuchungen Salenskys (1912). Die unten angeführten Worte Salenskys über das Verhältnis der erwähnten Anlagen zum embryonalen Oesophagus, Worte, die sich auf das *Pilidium* beziehen, können ohne Veränderung auch in bezug auf die Desorsche Larve widerholt werden. Salensky sagt nämlich: »Wenn man totale Präparate zur Ansicht bekommt . . . so könnte man leicht die Cerebralscheiben für die ösophagealen Ausstülpungen halten . . . wie es in der Tat von Metschnikoff getan wurde. Aus der Untersuchung der Schnitte kann man sich aber leicht überzeugen, daß diese Cerebralscheiben keine Ausstülpungen des Oesophagus sind und daß ihre scheinbare Beziehung zu dem Oesophagus nur eine Täuschung darstellt, welche dadurch bedingt ist, daß sie der Oesophaguswand sehr nahe liegen. Die sogenannten ösophagealen Ausstülpungen — welche eigentlich auch die ectodermalen Einstülpungen sind — aus denen Bürger die Nephridien ableitet, treten später auf, nachdem die Cerebralscheiben sich vom Ectoderm abgetrennt haben und zwischen dem Oesophagus und den Cerebralscheiben liegen.« Wir haben diesen Passus aus der Arbeit Salenskys wörtlich angeführt, da der Inhalt desselben vollkommen mit unsern diesbezüglichen Beobachtungen bei *Lineus ruber* übereinstimmt. Wir können aber sicher annehmen, daß auch beim *Pilidium* infolge einer sekundären Vertiefung, etwa Nacheinstülpung des primären Ectoderms gegen das Prostoma, die Cerebralscheiben etwas tiefer mitgezogen werden und inniger mit dem embryonalen Schlunde zusammenhängend sich darstellen, ganz auf dieselbe Weise, wie wir es bei der Desorschen Larve beobachtet haben.

Das letzte Produkt des primären Ectoderms, welches zur Bildungen derselben Kategorie wie die Keimscheiben und die Cerebralscheiben angerechnet werden muß, ist die Rüsselscheibe, welche eine Anlage des Rüssels bildet.

Hubrecht (19) und Arnold (1) haben für die Bildung des Rüssels eine ganz specielle Anlage als Produkt des primären Ectoderms beschrieben, die vorn zwischen den miteinander noch nicht verbundenen Kopfscheiben hervortritt und erst sekundär mit diesen Scheiben in Verbindung tritt. Wir müssen hier bemerken, daß Bürger (1895) bei einem *Pilidium* den Rüssel sich aus einer speziellen Anlage des primären Ectoderms bilden gesehen hat und er war in dieser Hinsicht nicht im Einklang mit Metschnikoff (1869) und Salensky (1886), die die Entwicklung der Rüsselanlage beim *Pilidium* nicht aus dem

primären Ectoderm, sondern aus dem sekundären, und zwar aus dem Mittelteile der sich vorn miteinander verbindenden Kopfscheiben abgeleitet haben. SALENSKY hat in seiner neuesten Arbeit (1912) denselben Standpunkt in dieser Hinsicht angenommen. Die Stelle, »wo die zwei convexen Keimscheiben sich vorn miteinander berühren, bietet den Ausgangspunkt für die Bildung des Rüssels, bzw. des epithelialen Teiles desselben dar«. Nach ARNOLD entsteht die erste Anlage des Rüssels bei der DESORschen Larve (*L. gesserensis*), wie erwähnt, ganz selbständig aus dem primären Ectoderm und zwar nicht durch eine Einstülpung, sondern durch eine Abspaltung, so wie es auch HUBRECHT angenommen hat.

Unsre Beobachtungen über die früheste Anlage des Rüssels stimmen vollkommen mit denen dieser beiden Autoren, weshalb wir uns nur sehr kurz mit dieser Frage beschäftigen werden. Wir fanden eine selbständige, winzig kleine Anlage der Rüsselscheibe ganz vorn im primären Ectoderm zwischen den vorn noch nicht vereinzelten Kopfscheiben. Nach der Vereinigung derselben wird die Rüsselscheibe, die sich durch eine Art Delamination von dem primären Ectoderm abspaltet, viel deutlicher und besteht aus einer Schicht hoher, cylindrischer Epithelzellen, wobei in der Mitte der Scheibe eine kleine Vertiefung zum Vorschein kommt. Eine irgendwelche Amnionbildung tritt hier nicht hervor. In Fig. 61 (Taf. VI) sehen wir zwischen den beiderseitigen Kopfscheiben die inmitten liegende Rüsselscheibe; während in den beiden Kopfscheiben die Amnionschicht in diesem Stadium, als eine äußerst dünne Hülle, sehr schön zu sehen ist, ist eine solche Schicht in der Rüsselscheibe nicht zu finden. In späteren Stadien vertieft sich die Rüsselscheibe sehr stark in Gestalt einer cylinderförmigen Einstülpung in der Richtung nach innen und rückwärts, indem sie somit die epitheliale Rüsselröhre bildet (vgl. die Mikrophotographie Fig. 79, links Taf. VIII).

Schon in frühen Stadien, in Fig. 61, sehen wir einige Mesodermzellen von innen der Rüsselscheibe anliegen, welche dann die mesodermalen Elemente des Rüssels wie auch die Wand des Rhynchocöloms bilden, wie wir es noch unten bei der Betrachtung der Organogenese sehen werden. Das Rhynchodäum, d. h. die Röhre, die von der Insertionsstelle des vorderen Endes des Rüssels an die Rhynchocölomwand bis zur äußeren Öffnung reicht, entsteht erst in späteren Entwicklungsstadien durch eine nachträgliche Vertiefung der Rüsseleinstülpung. Wir sehen das Rhynchodäum, z. B. in Mikrophot. 80, Taf. VIII, ausgebildet.

Es bleibt uns noch die gegenseitige Verbindung der Keimscheiben zu betrachten, ehe wir zur Entwicklung der einzelnen Organe übergehen. –

VIII. Die Verbindung der Keimscheiben.

Die gegenseitige Verbindung der Keimscheiben erfolgt in frühem Entwicklungsstadium, in welchem dieselben noch einschichtige epitheliale Bildungen darstellen, mit dichtanliegenden Mesodermzellen an der inneren Oberfläche. Zuerst erfolgt die Verbindung der beiden Kopfscheiben, namentlich so, daß sie am schnellsten median am vorderen Ende und etwas oben zustande kommt und zwar durch die Vermittelung der Rüsselscheibe. In Fig. 61 sahen wir schon die beiden Kopfscheiben mit dieser letzteren, welche median liegt, in Verbindung. Die weitere Verbindung schreitet in der Richtung nach oben und nach unten, d. h. dorsalwärts wie auch ventralwärts und hinterwärts vor, wobei am längsten am ventralen und hinteren Rande die Scheiben noch nicht zusammengeschmolzen sind. Es ist dabei hervorzuheben, daß die beiden Scheiben sich zuerst stärker in der Richtung gegen die Bauchseite und nach hinten, als dorsalwärts verbreiten. Da die beiden Kopfscheiben in der Mitte dicker und an den Rändern dünner sind, so sieht man (an Horizontalschnitten) eine gewisse Zeit nach der Verbindung der medialen Ränder beider Keimscheiben, unterhalb der Rüsselscheibe, eine charakteristische mediane Verengung, wo seichte Rinnen an der äußeren und inneren Oberfläche median längs der Verbindungslinie beider Keimscheiben verlaufen, wie es in Fig. 57, 58 zu sehen ist. In den ein wenig weiter vorgeschrittenen Stadien, z. B. in Fig. 60, 63 ist diese Rinne nur an der inneren Oberfläche stark ausgesprochen; die Stelle, wo die Rinne verläuft, ist durch * bezeichnet.

Was die Cerebralscheiben anbelangt, so konstatierten wir, daß bei der Desorschen Larve dieselben, ebenso wie beim *Pilidium* nach den Untersuchungen von Salensky (1912), zuerst mit dem Vorderrande der entsprechenden Rumpfscheibe verwachsen und erst dann sich auch mit dem Hinterrande der Kopfscheiben verbinden. Das folgt schon aus der Tatsache, daß die beiden Cerebralorgane nur in dem ersten Moment ihrer Erscheinung ganz lateral, zu beiden Seiten des Blastoporus liegen, bald aber an die hintere Grenze des letzteren übergehen, weshalb sie näher den vorderen Rändern der Rumpfscheiben, als den hinteren der Kopfscheiben zu liegen kommen und auch mit den ersteren zuerst verwachsen. In

unserm Falle kommt es aber zu einem so raschen Verwachsen der Vorderränder der Rumpfscheiben mit den hinteren der Kopfscheiben und somit auch zum Verwachsen der beiderlei Scheiben mit den Cerebralorgananlagen, daß es uns viel Mühe kostete, um zu ergründen, ob die Cerebralorgananlagen zuerst mit den Rumpfscheiben verwachsen.

Gleichzeitig mit dem Verwachsen beider Kopfscheiben kommt es auch zum gegenseitigen Verwachsen beider Rumpfscheiben, und zwar ebenso wie in den ersteren beginnt die Verwachsung distal und schreitet in proximaler Richtung fort.

Die beiden Rumpfscheiben, die ventral und zu hinterst des Blastoporus liegen, verwachsen miteinander zuerst ganz hinten und dann successiv auch vorn; am längsten bleiben die zwei vordersten Verlängerungen der Scheiben voneinander abgegrenzt. Beide Scheiben verändern sehr bald in charakteristischer Weise ihre Gestalt, was in den Kopfscheiben nicht zu beobachten ist. Und zwar indem sie in den mehr dorsalen Partien convex nach außen und concav nach innen sind und eine uhrglasförmige Gestalt zeigen, unterliegen sie in den mehr ventralen Abteilungen einer Krümmung; sie werden hier nämlich sehr stark concav von außen und convex nach innen; sie sehen hier an Horizontalschnitten wie die Buchstaben *v* mit den freien Enden nach hinten gerichtet und beide Scheiben zusammen sehen an Horizontalschnitten wie zwei solche nebeneinandergestellte Buchstaben *vv* aus, so daß wir zwei innere gegeneinander zugekehrte und zwei äußere Lamellen unterscheiden können, wie wir es in Fig. 59 (Taf. VI) erblicken. Man kann in dieser Fig. 59 bemerken, daß die inneren Lamellen beider Scheiben mit ihren hinteren Rändern zusammenstoßen, während sie mehr vorn voneinanderlaufen. An diesen hintersten Rändern der inneren Lamellen beider Rumpfscheiben, also ganz distal kommt es zuerst zur gegenseitigen Verwachsung beider Scheiben, im Punkte ** Fig. 59.

Wenn wir noch mehr ventral einen Horizontalschnitt ausführen, so erblicken wir in demselben, daß hier die beiden Rumpfscheiben noch breiter sind und die beiden erwähnten inneren Lamellen auf einer viel größeren Strecke zusammengewachsen sind, wie wir es in Fig. 62 (Taf. VI) sehr schön sehen. Es bildet sich auf diese Weise ventral und median ein epithelialer, nach hinten auslaufender Fortsatz (Fig. 62 **), der die Anlage des hinten und ventral im Embryo bald nach der Verbindung aller Scheiben auftretenden Schwänzchen darstellt, welches in Mikrophot. 80 (Taf. VIII) links unten zu sehen ist.

Fast gleichzeitig mit dem Verwachsen beider Rumpfscheiben, kommt es zur Verbindung der oberen Ränder dieser Scheiben mit der Dorsalscheibe und zwar wieder zuerst ganz hinten, also distal. Die Rückenscheibe liegt nicht in der Mitte des Rückens, sondern median und mehr nach hinten, weshalb es natürlich zuerst zum Verwachsen dieser Scheibe mit den Rumpfscheiben kommen muß. Die Rückenscheibe wächst nach hinten etwas keilförmig zwischen die beiden gegen sie ihrerseits wachsenden Rumpfscheiben hinein, bis die Verbindung zustandekommt. Im Gegensatz dazu wächst verhältnismäßig sehr langsam die Rückenscheibe in der Richtung nach vorn, so daß eine lange Zeit eine Unterbrechung zwischen dieser Scheibe und den Kopfscheiben vorhanden ist, mit andern Worten der Embryoleib bleibt hier lange Zeit unbedeckt, offen (Mikrophot. 79, Taf. VIII).

Die Rückenscheibe wird hinten, wo sie mit Rumpfscheiben verwächst, breiter, nach vorn aber verlängert sie sich in einen zungenförmigen, sehr engen Fortsatz, der median längs der Mittellinie des Rückens verläuft und allmählich nach vorn wächst. In Mikroph. 81 (Taf. VIII) sehen wir dorsal im Querschnitt einen sehr engen Streifen; das ist eben der vordere Fortsatz der Rückenscheibe; noch mehr nach vorn an einem Querschnitt derselben Serie ist dieser Streifen noch winziger (Mik. 82). Wir sehen, daß zwischen diesem Streifen und den Kopfscheiben, mit welchen er noch nicht verwachsen ist, weite Lücken vorhanden sind, wo das primäre Ectoderm (Serosa) direkt den Embryonalkörper begrenzt. Eine solche offene Stelle sehen wir auch eine gewisse Zeit oberhalb der Rüsselscheibe, ehe hier die beiden Kopfscheiben mit einander median zusammenwachsen. Weiter tritt noch eine offene Stelle ventral und median zwischen dem vorderen Rand der zusammengewachsenen Rumpfscheiben und dem hinteren Rand der verbundenen Kopfscheiben auf; diese offene Stelle existiert nicht lange und liegt vor dem Blastoporus. Endlich können wir sagen, daß der Embryoleib auch am Blastoporus offen ist, da hier der embryonale, primäre Schlund, der, wie wir unten sehen werden, zum größten Teil bald einer Involution unterliegt (in dem Maße, als sich der sekundäre entwickelt), mit dem primären, außerhalb des Embryoleibes liegenden Ectoderm (Serosa) verbunden ist, in welches er direkt übergeht. Der Blastoporus ist verhältnismäßig nicht unansehnlich und hat die Gestalt einer langen, in querer Achse liegenden Spalte; später wird er hufeisenförmig. Der primäre, embryonale Schlund geht am Rande dieser großen Spalte

in das primäre Ectoderm über, welches einer Involution unterliegt, indem es einem Zerfall in einzelne Schollen und Körner, verbunden mit einem Zugrundegehen der Kerne, unterworfen wird.

Wir sehen also, daß, was die Reihenfolge der Verbindung und Verwachsung der Keimscheiben anbelangt, so können wir dieselbe folgendermaßen ausdrücken: 1) es verbinden sich zuerst miteinander die beiden Kopfscheiben und 2) die beiden Rumpfscheiben, 3) mit der Verbindung der beiden Kopfscheiben ist auch die Verwachsung der Rüsselscheibe mit denselben innig verbunden, welche die allererste Zusammenfügung der beiden Kopfscheiben bedingt, 4) sowohl die beiden Kopfscheiben wie auch die beiden Rumpfscheiben verbinden sich paarweise in der Richtung von distalen Punkten gegen die proximalen, 5) die beiden Cerebralscheiben verbinden sich zuerst jederseits mit der entsprechenden Rumpfscheibe, 6) die Rückenscheibe verbindet sich zuerst hinten (distal) mit den zusammenwachsenden Rumpfscheiben und erst viel später wächst sie nach vorn und lateral, um sich mit den Kopfscheiben zu verbinden.

Unsere diesbezüglichen Beobachtungen stimmen mit denen SALENSKYS über die Reihenfolge der Verwachsung der Keimscheiben beim *Pilidium* fast vollkommen überein. Nach SALENSKY vollzieht sich der Verwachsungsprozeß folgendermaßen: »Zuerst verwachsen sich die beiden Kopfscheiben untereinander, dann folgt: das Verwachsen der Cerebralscheiben mit den vorderen Enden der Rumpfscheiben, der Rumpfscheiben mit der Rückenscheibe, der beiden Rumpfscheiben untereinander und endlich tritt das Verwachsen der Kopfscheiben mit den Rumpfscheiben ein.« Die Differenz besteht nun darin, daß in unserm Falle die Verbindung der Rückenscheibe mit den Rumpfscheiben mehr oder weniger gleichzeitig mit der gegenseitigen Verbindung beider Rumpfscheiben zustande kommt und daß am längsten die Unterbrechung zwischen dem vorderen Rande der Rückenscheibe und den Kopfscheiben besteht. Auch nach HUBRECHT verbindet sich die Rückenscheibe zuerst mit den Rumpfscheiben und erst viel später mit den Kopfscheiben.

Nun müssen wir noch eine sehr wichtige Tatsache erörtern, die weder von denjenigen Forschern (BARROIS, HUBRECHT, ARNOLD), die die Metamorphose der DESORschen Larve, noch von denjenigen, welche die *Pilidium*-Metamorphose studiert haben (BÜRGER, SALENSKY) beschrieben wurde. Und zwar haben wir sehr klar konstatiert, daß eine nicht g e r i n g e A n z a h l v o n E l e m e n t e n d e s p r i m ä r e n E c t o d e r m s (der S e r o s a) d u r c h d i e j e n i g e n S c h l i t z e u n d Ö f f n u n g e n,

die zwischen den Keimscheiben, vor der Verbindung derselben bestehen, in den Körper des Embryos hineindringt und hier zugrunde geht und somit als Ernährungsmaterial für die Gewebe des wachsenden Embryos dient. Das Eindringen dieser Elemente in den Leib des Embryos erfolgt in folgenden Stellen. Zuerst vor dem embryonalen Schlunde, ehe noch die beiden Kopfscheiben so weit hinten miteinander verwachsen, daß sie ganz an die vordere Wand des in querer Richtung gestreckten embryonalen Schlundes stoßen. In Fig. 77 (Taf. VIII) sehen wir eine sehr interessante diesbezügliche Mikrophotographie; das Präparat stellt einen Sagittalschnitt durch den Embryo im Stadium, in welchem der hintere Rand der Kopfscheiben noch einen kleinen Spalt vor dem embryonalen Schlunde offen läßt und nun sehen wir eine Anzahl von rundlichen und rundlich-ovalen Schollen und Zellen, die durch diesen Spalt vom primären Ectoderm in die Leibeshöhle des Embryos hineindringen. Wir haben schon oben bemerkt, daß vom primären Ectoderm sich viele einzelne Zellen und sogar ganze Gruppen von Zellen abspalten oder abtrennen, die jedoch außerhalb der Keimscheiben liegen bleiben (vgl. die Fig. 63 **, Taf. VI). Die Zellen vergrößern sich gewöhnlich stark, wobei jedoch der Kern immer winzig klein bleibt. Sehr wahrscheinlich infolge einer für das weitere Leben der Zellen ungünstigen Kernplasmarelation gehen diese Elemente zugrunde, indem sie in kleinere Schollen oder Körner zerfallen. Bevor jedoch dies zustande kommt, dringen viele solcher Elemente durch den erwähnten Spalt (auch durch andre Lücken, wie wir es bald sehen werden) in den Embryoleib, wo sie, wie gesagt, auf die obige Weise zugrunde gehen. Diese Elemente sind sehr leicht unterscheidbar und zwar durch ihre besondere Färbbarkeit durch plasmatische Färbungsmittel, z. B. Orange, Eosin. Während bei der Färbung mit Hämatoxylin und Nachfärbung mit Orange oder Eosin das Plasma der Keimscheibenzellen, des sich entwickelnden Nervensystems, des Mesoderms, des sekundären Schlundes, der sekundären Darmepithelzellen eine bläuliche Färbung annimmt, färbt sich das primäre Ectoderm, die einwandernden Zellen, die dessen Derivate darstellen, der primäre Schlund und das primäre Entoderm sehr charakteristisch intensiv gelblich-orange oder rötlich und zwar ist diese Färbungsdifferenz so klar und auffallend, daß man auf den ersten Blick die primären Bildungen von den sekundären unterscheiden kann (s. die Mikrophot. Taf. VIII und die Taf. VII).

Eine andre Stelle, in welcher die Elemente des primären Ectoderms in den Embryoleib eindringen, ist der lange offenbleibende Spalt

zwischen dem vorderen Rand der Rückenscheibe und den Kopfscheiben. Median zieht sich hier der Rüssel mit einer Schicht Mesodermzellen, die ihn bedecken; und nun dringen beiderseits des Rüssels mit der Rüsselscheidenanlage in die Leibeshöhle des Embryos einzelne Elemente des primären Ectoderms, die eine Anhäufung zwischen dem Rüssel nebst der ihn umhüllenden Rüsselscheidenanlage, dem Schlund, und den Cerebralorganen bilden, aus lockeren Zellen bestehend. Der Spalt, in dem diese Elemente liegen, ebenfalls wie derjenige vor dem Schlunde muß als Blastocölrest angesehen werden. Die sich hier anhäufenden Elemente verlieren bald die Kerne, stellen große lichtbrechende Schollen dar, die dann in Körnchen zerfallen und von umgebenden Geweben, in erster Reihe von den Mesodermzellen allmählich resorbiert werden.

Solche Präparate, in welchen das Eintreten der ectodermalen Elemente durch die Spalten am Rücken des Embryos in die Leibeshöhle zu sehen ist, und zwar Querschnitte, sind in den Mikrophotographien Fig. 81. 82, Taf. VIII, dargestellt.

Die einwandernden Zellen färben sich intensiv mit plasmatischen Färbemitteln. An Präparaten, die mit Hämatoxylin mit Nachfärbung mit Orange tingiert sind, färben sich diese Elemente sehr intensiv gelblich-orange (mit Eosin rot); sie wachsen rasch, wobei, wie erwähnt, der kleine Kern sich nicht vergrößert; die Zellen werden kolossal, der Kern zerfällt in Körnchen und verschwindet, das Plasma zerfällt in Schollen und Körner und endlich entstehen aus denselben feine Körnchen, die von den umgebenden Geweben resorbiert werden, hauptsächlich von den Mesodermzellen. Außerdem, da das primäre Ectoderm sehr geringe Anzahl von Kernen enthält und ebenfalls schon im Zustande einer Involution sich befindet, indem es in Schollen und Körner zerfällt, dringen in die Leibeshöhle des Embryos hier und da schon solche im Zustande der Involution sich befindende Elemente des primären Ectoderms hinein, lichtbrechende Schollen und Körner ohne Kerne und mit vielen Dotterkörnchen. Es ist endlich sehr interessant zu konstatieren, daß sehr oft an Stellen, wo das primäre Ectoderm in die Leibeshöhle des Embryos eindringt, das erstere tiefe Falten bildet, die in die Spalten zwischen den noch nicht verwachsenen Keimscheiben hineindringen und hier bald in einzelne oben erwähnte Elemente zerfallen. Solche Faltungen sind z. B. in Fig. 81 links (Taf. VIII) (Mikrophotogramm) zu beobachten.

Wir sehen also, daß eine nicht geringe Anzahl des dotterreichen Materials des primären Ectoderms in den Embryoleib hineindringt und

als Nahrung für die anwachsenden Gewebe dient, Verhältnisse, die bisher bei der Desorschen Larve noch nicht beobachtet worden sind. Nichts Ähnliches finden wir beim *Pilidium*, was ganz verständlich ist, weil bei diesem letzteren das primäre Ectoderm, d. h. die Wände des *Pilidium*-Leibes in verhältnismäßig großer Entfernung von den nach innen hineindringenden Keimscheiben liegen, während in dem mit einer Dottermembran versehenen Ei des *Lineus ruber* die Keimscheiben mit ihren bald zugrunde gehenden Amnionhüllen fast direkt der primären Ectodermschicht, d. h. der Serosa, anliegen, weshalb das Eindringen der Elemente dieser Schicht in die Spalten zwischen den noch nicht verwachsenen Keimscheiben nicht nur ermöglicht, vielmehr aus rein mechanischen Gründen sehr begünstigt wird.

Es ist aber noch ein andrer Grund dieser Differenz vorhanden und zwar ein physiologischer. Das *Pilidium* ist eine freilebende und aktiv sich ernährende Larve, die Desorsche Larve ist aber nicht frei; sie entwickelt sich und unterliegt den komplizierten Metamorphosen in den Eihüllen, weshalb hier besondere Einrichtungen zur besseren Ernährung der Gewebe vorhanden sein müssen und nun vollzieht sich hier wirklich ein Verbrauch eines Teiles des dotterreichen primären Ectoderms infolge der oben beschriebenen Verhältnisse.

Wir müssen hier noch eine andre interessante Erscheinung erwähnen. Und zwar bemerkten wir, daß ehe noch die Keimscheiben zusammenwachsen, z. B. die dorsale mit den Kopfscheiben oder die Kopfscheiben miteinander, das weitere Hineintreten von ectodermalen Elementen in den Embryoleib dadurch verhindert wird, daß die Mesodermzellen, als stark abgeplattete Elemente, sich zwischen das primäre Ectoderm und den Embryoleib hineinschieben und eine Grenzschicht bilden; eine Schicht mesodermaler Zellen begrenzt also zuerst die Spalten zwischen den Keimscheiben und erst etwas später kommt es zum vollständigen Verwachsen dieser letzteren. Die erwähnten mesodermalen Zellen stammen von derjenigen parietalen Mesodermschicht, welche sehr früh von innen den Keimscheiben anliegt. Solche Verhältnisse haben wir sehr klar an der Rückenseite des Embryos in dem Spalt zwischen den Rückenscheiben und den Kopfscheiben, wie auch vorn zwischen den noch nicht zusammengewachsenen Kopfscheiben gesehen.

IX. Die Bildung des Darmkanals.

Indem wir nun zur Entwicklung einzelner Organsysteme übergehen, werden wir zuerst die Entstehung des Darmtractus beschreiben. Über

die Entstehung dieses Organes bei der DESORschen Larve herrschen bis jetzt viele Wiedersprüche in ganz prinzipiellen Fragen. Bevor wir deshalb zur Beschreibung unsrer Beobachtungen übergehen, betrachten wir zuerst die betreffenden Anschauungen verschiedener Forscher.

Nach den Untersuchungen von BARROIS (2) differenziert sich sehr bald der eingestülpte Teil der Gastrula, d. h. das Entoderm in zwei Abschnitte: einen tieferen, mehr erweiterten und nach hinten gerichteten, d. h. den eigentlichen Darm und einen mehr oberflächlich liegenden, viel schmäleren und kurzen Abschnitt, d. h. den Oesophagus, der direkt in das (primäre) Ectoderm übergeht. Beim weiteren Wachstum des Darmtractus kommt es zur noch klareren Differenzierung dieser zwei Abschnitte, von welchen der innere einer Abrundung unterliegt und sich durch eine starke lokale Verengung des Lumens von dem schmalen Oesophagus abgrenzt. Der Blastoporus (la bouche) nimmt inzwischen die Form eines queren Spalts an, der bald hufeisenförmig wird, mit convexem Rande nach vorn, mit dem concaven nach hinten gerichtet. BARROIS beschreibt an der Mundöffnung die Bildung einer Lippenverdickung «l'épaississement labial», welche jedoch, nach unsern Untersuchungen, aus dem primären Ectoderm gebildet wird. Vollkommen irrig ist seine Angabe, daß «l'oesophage porte deux vésicules symétriques, arrondies, qui représentent deux bourgeons, futurs rudiments des organes latéraux», wobei zu bemerken sei, daß unter den «organes latéraux», der Verfasser die Cerebralorgane versteht. Nach BARROIS sind also die Cerebralorgane Produkte des primären Oesophagus, eine falsche Deutung der Tatsachen, aber keine falsche Beobachtung, da, wie wir gesehen haben, die beiden Cerebralscheiben in nächster Nachbarschaft mit dem Blastoporus entstehen und infolge einer »Nacheinstülpung« des embryonalen Schlundes mitgegriffen werden, weshalb sie im innigen Zusammenhange mit der hinteren Wand des embryonalen Schlundes eine gewisse Zeit hindurch liegen bleiben. Dagegen äußerst genau ist eine folgende Beobachtung BARROIS', deren Richtigkeit schon von ARNOLD hervorgehoben worden ist, und zwar sagt der französische Forscher (S. 65): «Si . . . on regarde l'embryon sans réactif et sous une légère pression, on voit apparaître les deux points d'insertion des cordons cellulaires sous forme de deux taches blanches placées symétriquement de chaque côté de la ligne médiane . . . Bientôt après on les voit prendre de l'acroissement, se rapprocher l'une de l'autre, et finir par se réunir sur la ligne médiane en une seule tache blanche, située à la partie antérieure de l'amas graisseux, qui doit former l'intestin. C'est cette tache blanche

dérivée directement de l'oesophage primitif, qui s'accroît ensuite, et se creuse d'une cavité centrale pour donner naissance à l'oesophage définitif.» Wir sehen also, daß nach BARROIS der definitive Schlund von zwei lateralen, paarigen speziellen Anlagen, die im Gewebe des primären Schlundes zum Vorschein kommen, seinen Ursprung nimmt, eine Beobachtung, die ganz richtig ist und die wir weiter unten näher auf Grund von Durchschnitten, im einzelnen darstellen werden. Der französische Forscher beschreibt auch detailliert die Ausbildung des Mitteldarmes und die Differenzierung der Wand desselben aus der «masse graisseuse»; diese fälschlich so genannte Masse, die äußerst reich an Dotterelementen ist, gibt allmählich auf dem Wege komplizierter histologischer Veränderungen dem Epithel des Darmes oder dem definitiven Entoderm seinen Ursprung. Die Konstatierung dieser Tatsache ist ebenfalls ein Verdienst BARROIS's, da vor ihm der Ursprung des difinitiven Darmepithels von manchen Forschern falsch dargestellt worden ist. So z. B. war DIECK (13) (1874) der Meinung, daß die ganze »Masse«, d. h. das primäre Entoderm einer Resorption unterliegt und der Darm sich ganz unabhängig in Gestalt von einem hellen Streifen oberhalb der Masse ausbildet; sehr wahrscheinlich, meint BARROIS, hat DIECK die Anlage des Darmepithels mit der Rüsselanlage verwechselt. Nach BARROIS differenziert sich die »fettige Masse« in eine periphere Schicht und einen centralen Inhalt, wobei es in der ersteren zur Differenzierung eines «protoplasme transparent» kommt, die «des globules graisseux . . . écarte les uns des autres»; auf diese Weise entsteht die epitheliale definitive Schicht der Darmwand, während ein Teil der «globules graisseux» im Darmlumen bleibt und nach der Darstellung BARROIS' «finissent par être expulsés sous forme de méconium».

Wir sehen also, daß nach BARROIS auch die Darmwand sekundär aus dem Entoderm entsteht, analog dem Schlunde, was vollkommen richtig ist, obwohl die Art und Weise der Bildung dieser definitiven Darmepithelwand von dem französischen Forscher, infolge des Mangels an Schnitten und überhaupt einer sehr primitiven Untersuchungsmethode, nicht richtig erkannt und beschrieben worden ist.

Nach HUBRECHT differenziert sich früh die vom Entoderm begrenzte Höhle, d. h. die Urdarmhöhle in eine hintere weitere und eine vordere engere Höhle, welch letztere durch den Blastoporus nach außen mündet und gegen die hintere Höhle vollkommen abgeschlossen wird; die größere, geschlossene Höhle entspricht dem Darm des *Pilidium*, die nach außen mündende, engere dem Schlunde dieses letzteren,

der aber hier, nach HUBRECHT, entodermalen Ursprunges ist, da er sich aus der eingestülpten Wand der Gastrula entwickelt. Dieser embryonale Schlund, obwohl eines entodermalen Ursprunges, geht, nach HUBRECHT, direkt in den definitiven Schlund über, mit Ausnahme jedoch seines innersten Endes, welches sich abschnürt und in zwei Hälften teilt, welche die Nephridien liefern sollen. Der hintere Abschnitt des Archenterons bildet den definitiven Mitteldarm und den Hinterdarm, indem er hinten mit der Analöffnung nach außen mündet. Die offene Kommunikation zwischen dem Mitteldarm und dem zuerst blind geschlossenen Schlunde (Vorderdarm) erscheint erst sekundär. Nach HUBRECHT ist also der ganze Darm entodermal und der definitive Schlund entsteht direkt aus dem embryonalen; in diesen letzteren Hinsichten waren die Beobachtungen BARROIS's viel richtiger. Sehr wahrscheinlich hat HUBRECHT hier eine irrtümliche Beobachtung und eine falsche Annahme deswegen gemacht, daß er die paarigen Anlagen des sekundären Schlundes (die »weißen Flecke« BARROIS) für Anlagen der Nieren angesehen hat.

BÜRGER (1895) meint jedoch, daß der Schlund der DESORschen Larve durch eine sekundäre Einstülpung des Ectoderms am Blastoporus entsteht, und daß somit der Schlund ectodermalen Ursprunges ist. BÜRGER meint, daß er durch diese Annahme einen Widerspruch zwischen der Entwicklungsweise der (vermeintlichen) Nieren beim *Pilidium* und bei der DESORschen Larve beseitigen kann, da beim ersteren die Nieren nach BÜTSCHLI, SALENSKY und BÜRGER als Ausstülpungen des Schlundes dort erscheinen »wo die Schlundwand in die subumbrellare Fläche übergeht« (BÜRGER), also in einem Bezirke, der ectodermal ist, während aber bei der DESORschen Larve die Nieren aus dem oberen, also dem Darm genäherten Bezirk des Schlundes nach HUBRECHT entstehen; wenn aber der Schlund der DESORschen Larve ebenfalls eine ectodermale Bildung wäre, so ist damit der Gegensatz beseitigt. LEBEDINSKY und COE sind ebenfalls der Meinung, daß der Schlund durch eine nachträgliche Einstülpung des Ectoderms am Blastoporus zur Entwicklung gelangt und daß infolgedessen der Blastoporus nach innen verdrängt wird, so daß er endlich an der Grenze zwischen dem Darm und dem Schlund zu liegen kommt, eine Annahme, die HUBRECHT (1886) in einer andern Arbeit (20) als "highly artifical" bezeichnet und deshalb für unwahrscheinlich hält. Auch nach METSCHNIKOFF (31) (1882) und COE (10) (1889) erscheint der Vorderdarm des *Pilidium* nicht aus dem Archenteron, sondern aus einer nachträglichen Ectodermeinstülpung. Diesen Ansichten schließt sich auch ARNOLD (1)

an, der die Entwicklung der Desorschen Larve bei *L. gesserensis* untersuchte. Er führt u. a. als Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme den Umstand an, daß »die Schließung des Blastoporus ein sehr verbreiteter Prozeß ist, während die Teilung des Archenterons kuriös erscheint«, und daß mit der Annahme einer sekundären ectodermalen Einstülpung des Ectoderms für uns ganz verständlich wäre, weshalb die Höhle des Schlundes von derjenigen des Darmes abgegrenzt wird; und zwar ist der verschlossene Eingang in die Darmhöhle am Grunde des Schlundes eben der verschlossene und nach innen verdrängte Blastoporus.

Arnold führt zum Beweise der Richtigkeit der erwähnten Annahme noch die Tatsache an, daß an manchen seiner Präparate (z. B. in Fig. 20 *a* in Arnolds Arbeit) die vollkommene Abgrenzung des vorderen und hinteren Teiles des Archenterons und die Metamorphose der Wand dieses letzteren Teiles zu sehen ist, wobei der Schlund noch vollkommen den Bau des primären Ectoderms aufweist. Erst später beobachtet man, nach Arnold, daß der primäre Schlund durch den sekundären ersetzt wird, der sich »aus zwei Punkten entwickelt, die so nahe der Mundöffnung liegen, daß sie als ectodermalen Ursprunges angesehen werden müssen, wenn man sogar den primären Schlund für eine entodermale Bildung betrachtet.«

Salensky (1912) betrachtet auch die strittige Frage über den Ursprung des Schlundes bei den Nemertinen näher und sagt darüber folgendes (S. 64): »Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Nemertinen haben mich zum Schluß geführt, daß der Vorderdarm derselben (sowohl bei der direkten, wie bei der indirekten Entwicklung) von einem entodermalen Ursprunge ist. Die indirekt sich entwickelnden Nemertinen zeichnen sich vor den andern dadurch aus, daß der Blastopor derselben sich niemals schließt, während er bei den direkt sich entwickelnden Metanemertinen geschlossen wird . . . Nach den Angaben von Barrois und Arnold soll der Vorderdarm der Desorschen Larve durch einen definitiven substituiert werden, welcher in Form eines Futterals (Arnold) um den primären sich bildet. Die Entstehung dieses sekundären Vorderdarmes ist mir aus der Schilderung beider genannter Forscher nicht ganz klar. Bei der Entwicklung der *Pilidium*-Nemertine habe ich nichts ähnliches beobachtet«.

Nachdem wir die verschiedenen, zum Teil sich widersprechenden und so sehr strittigen Ansichten der Forscher in betreff der Entwicklung des Darmes der Nemertinen betrachtet haben, werden wir unsre Beobachtungen in dieser Hinsicht darstellen.

Wir haben unsre Beschreibung in dem Stadium verlassen, in welchem der Embryo mit einem Blastoporus und einem einheitlichen Archenteron versehen war. Ein solches Stadium sehen wir in Fig. 41 (Taf. IV).

Nun nähern sich gegeneinander die Blastoporusränder und es kommt zum Verschluß des Blastoporus, wobei an demjenigen centralen Punkte, wo es zur gegenseitigen Verwachsung der Prostomaränder gekommen ist, gewöhnlich noch eine sehr kleine Vertiefung, als der letzte Überrest der Einstülpung übrig bleibt und keine ganz distinkte Abgrenzung des primären Entoderms vom primären Ectoderm zustande kommt. Ein sehr lehrreiches Präparat sehen wir in Fig. 48 (Taf. V) — einen Durchschnitt durch den Embryo direkt nach dem Blastoporusverschlusse. Man vergleiche diesen Schnitt mit denjenigen in Fig. 41. In dem Punkte * (Fig. 48) sehen wir noch eine sehr kleine Vertiefung; hier kam es nämlich zum Verwachsen der Blastoporusränder; in dieser Gegend sehen wir auch, daß das Entoderm vom primären Ectoderm nicht scharf abgegrenzt ist; beide Blätter hängen hier innig zusammen. Ein ähnliches Stadium erblicken wir auch in Fig. 49 (Taf. V); am Orte, wo die Verwachsung der Blastoporusränder zustande gekommen ist, hängen beide Blätter sehr innig zusammen. Dieses Stadium dauert sehr kurz, es ist ganz schnell vorübergehend, weshalb es von den bisherigen Forschern beim *Lineus* vermißt worden ist. Wir müssen dabei bemerken, damit uns kein Vorwurf gemacht werden kann, daß die Schnitte Fig. 48 oder 49 nicht durch den Blastoporus, sondern neben dem Blastoporus durchgeführt worden sind, daß wir die ganze und volle Schnittserie in beiden Fällen durchgemustert haben und zum Schluß gelangt sind, daß in diesem Stadium nirgends ein offener Blastoporus vorhanden war. Wir sehen also, daß es in unserm Falle wirklich zum Verschluß des Blastoporus kommt, doch ist dieser Verschluß kein vollkommener, da in typischen Fällen eines Blastoporverschlusses eine vollständige Trennung beider Blätter erfolgt, hier aber die beiden Blätter im innigen Zusammenhange haften bleiben und außerdem, gewöhnlich, wie erwähnt, noch eine kleine Vertiefung im Centrum übrig bleibt (Fig. 48). Wir können also kurz und bündig sagen, daß es hier zu einem unvollkommenen Blastoporusverschluß kommt.

Bald nach dem beschriebenen Prozeß beginnt eine weitere Einstülpung des primären Ectoderms am Orte des unvollkommen verschlossenen Blastopors, weshalb diejenige Stelle, wo das primäre Ectoderm mit dem Entoderm haf-

ten bleibt, einer Vertiefung unterliegt. Dieses Entwicklungsstadium sehen wir in Fig. 50 (Taf. V) abgebildet. Schon in diesem Stadium beginnt das bisher einschichtige Entoderm mehrschichtig zu werden, und das sich einstülpende primäre Ectoderm, welches den primären Schlund darstellt, ist mit einem nach außen sich öffnenden Lumen versehen; die Öffnung dieses Lumens kann somit schon keineswegs als Blastoporus bezeichnet werden. Wir werden die Öffnung primitive Mundöffnung nennen, und zwar deshalb, da sie noch immer von dem primären Ectoderm begrenzt ist. Die Wand des primären Schlundes wird ebenfalls mehrschichtig. Einen wichtigen Beweis dafür, daß hier wirklich eine Nacheinstülpung erfolgt, finden wir in der Tatsache, daß, wie wir schon oben gesehen haben, die rechts und links von dem Blastoporus erscheinenden Cerebralscheiben, die anfangs in einer gewissen Entfernung vom Blastoporusrande liegen, durch das sich weiter einstülpende Ectoderm mitgegriffen werden, sich vertiefen und einen Eindruck machen, als ob sie sich von der Wand des primären Schlundes selbst abzutrennen beginnen (vgl. die Fig. 54 und die Fig. 65, 66, 67, wie auch die Fig. 55 und 56 (Taf. V); in Fig. 55 sehen wir eine Cerebralscheibe ziemlich tief liegen, tiefer als der äußere Rand der primitiven Mundöffnung.

Von nun an unterscheiden wir also zwei Bestandteile des Darmes: einen distalen schmalen, röhrenförmigen, der mit der primitiven Mundöffnung nach außen mündet, innen blind endet und ectodermaler Herkunft ist und einen proximalen erweiterten, sackförmigen, tiefer gelegenen, der außerdem sich ganz nach hinten verschiebt, ganz blindgeschlossen erscheint und entodermaler Herkunft ist; beide Abteilungen gehen ohne Grenze ineinander über, obwohl ihre Lumina miteinander eine längere Zeit hindurch nicht kommunizieren.

Nun beginnt ein sehr interessantes Stadium in der Entwicklung des Darmkanals, welches wir als Umbildungsstadium bezeichnen möchten, und zwar während dieser Entwicklungsphase kommt es zu einer tiefgreifenden Umbildung des primären Schlundes in den sekundären und des primären Darmes in einen sekundären, wobei und evolutive involutive Prozesse nebeneinander zu beobachten sind; eine Neubildung von Epithelien und ein Zugrundegehen einer kolossalen Masse von Zellenmaterial, das als Ernährungssubstanz von den sich entwickelnden definitiven Geweben der Darmwand verbraucht wird.

Die erwähnten Rückbildungs- und Umbildungsprozesse gehen im Prinzip auf eine gleiche Art und Weise sowohl im Schlunde wie auch im Darme vor sich. Zuerst kommt es zu einem Wachstum der Zellen, wobei die Masse des Plasmas mit den darin enthaltenen Dotterkörnchen in viel größerem Maße als die des Kernes wächst; es entstehen infolgedessen große Zellen mit verhältnismäßig kleinen Kernen. Die Kernplasmarelation solcher Zellen wird also in biologischer Hinsicht immer weniger günstig, was diese Zellen zum allmählichen Zugrundegehen führt. Neben diesem Prozesse läßt sich noch beobachten, daß die Dotterkörnchen sich in größere Schollen und Ballen verwandeln, indem sie teilweise allein auf Kosten des Plasmas wachsen, teilweise aber zusammenfließen und sich in größere Elemente zusammenballen, die in vacuolenartigen Höhlen im Protoplasma zu liegen kommen. Manchmal finden wir in der großen Zelle eine einzige kolossale Vacuole, in welcher ein ebenfalls kolossales Dotterkorn liegt. Die sich so vergrößernden und dotterreich werdenden Zellen verlieren oft ihre Umrisse, verwandeln sich in kolossale Elemente, die mit den benachbarten, sich auf dieselbe Weise verändernden Elementen zusammenfließen und es kommt somit zur Bildung kolossaler Plasmasyncytien mit einigen kleinen Kernen und sehr vielen Dotterkörnern und Dotterschollen. Alle diese Elemente tingieren sich sehr intensiv mit Eosin oder mit Orange. An Präparaten, die mit Hämatoxylin und Eosin oder mit Orange tingiert sind, erscheinen die Elemente des primären Ectoderms und Entoderms intensiv rötlich bzw. orangegelblich gefärbt. Diese Veränderungen im primären Schlunde und im Entoderm sind also denjenigen sehr ähnlich, die im primären Ectoderm, welches außerhalb des Embryoleibes übrig bleibt und hier zugrundegeht oder in denjenigen Elementen des primären Ectoderms erscheinen, die durch die Spalten zwischen den Keimscheiben in den Embryoleib hineintreten, um hier, wie wir es oben gesehen haben, einem Zerfalle zu unterliegen. Neben diesen Veränderungen im Plasma beobachten wir auch Rückbildungen in den Kernen; entweder werden dieselben blaß, äußerst chromatinarm und schrumpfen gewöhnlich sehr stark oder sie zerfallen im Körnchen.

In Fig. 68 (Taf. VII) sehen wir z. B. im Darme abgerundete Zellen mit zahlreichen Dotterkörnchen und blassen Kernen oder ganze Syncytien ohne jegliche Grenze zwischen den einzelnen Zellen und schon ohne Spuren von Kernen; in dieser Figur erblicken wir auch außerhalb der Darmwand in der Leibeshöhle liegende große Elemente (die aus dem primären Ectoderm eingewanderten Elemente) mit kolossalen

Dotterschollen und Dotterkörnchen; in einigen sieht man in Rückbildung begriffene geschrumpfte und chromatinarme Kerne.

Neben diesen Rückbildungserscheinungen treten auch andre Prozesse hervor, die zur Bildung des definitiven Epithels sowohl in dem Schlunde, wie auch im Darme führen. Wir werden die weiteren Veränderungen getrennt in beiderlei Organen beschreiben, da sie in beiden, obwohl im Prinzip gleich, jedoch in Einzelheiten ganz different verlaufen.

Die Bildung des definitiven Schlundes oder des Vorderdarmes. Bevor wir zur Beschreibung dieses Prozesses übergehen, müssen wir noch mit einigen Worten die Gestalt des Blastoporus und der später an seiner Stelle hervortretenden äußeren Mündung des Schlundes, d. h. der primären Mundöffnung darstellen. Der Blastoporus ist zuerst ganz rundlich und sehr umfangreich; später wird er zwar immer kleiner, behält aber seine rundliche Form bis er endlich unvollkommen verschlossen wird. Wenn aber die sekundäre Einstülpung beginnt, um den Schlund zu bilden, erscheint an seiner Stelle die primitive Mundöffnung in Gestalt einer queren und sehr bald darauf einer hufeisenförmigen, oder richtiger gesagt, sichelförmigen Spalte, die mit dem convexen Rande nach vorn, mit dem concaven nach hinten gerichtet ist. Dieser hufeisenförmigen Gestalt der primären Mundöffnung entspricht gleicherweise auch die Gestalt des embryonalen Schlundes; dieser letztere hat nämlich an Querschnitten die Form einer Niere, und ist mit einer convexen vorderen und einer concaven hinteren Wand versehen; lateral, wo die beiden Wände ineinander übergehen, ist der Rand des Schlundes etwas zugeschärft; im ganzen erscheint also der Querschnitt des embryonalen Schlundes mehr oder weniger sichelförmig, entsprechend der äußeren Mündung desselben.

Die Wand des primären Schlundes besteht aus großen, mehr oder weniger unregelmäßigen, rundlich polygonalen mit kleinen Kernen versehenen und mit sehr vielen Dotterelementen erfüllten Zellen, die vollkommen den sich außerhalb des Embryoleibes befindenden Zellen des primären Ectoderms gleichen. Die Wand dieses Schlundes färbt sich auch ganz ebenso wie das primäre Ectoderm (z. B. intensiv mit Orange oder mit Eosin). Im weiteren Entwicklungsverlaufe vergrößert sich der Schlund, indem er lateralwärts einem stärkeren Wachstum unterliegt; es vergrößern sich dabei seine Zellen, die Kerne bleiben aber von derselben Größe, die Kernplasmarelation wird, wie schon erwähnt, für das weitere Leben der Zellen ungünstig und so beginnt eine In-

volution derselben. Gleichzeitig aber beginnt eine stärkere Vermehrung der Zellen rechts und links an der hinteren Wand des Sc lundes unmittelbar an der Mundöffnung, es entstehen also zwei genau lokalisierte Bildungsstätten von Zellen, wo dieselben jederseits eine Schicht hoher, cylindrischer Elemente bilden, dessen Protoplasma eine mehr cyanophile Natur erhält, sich bläulich mit Hämatoxylin färbt, aber sich nicht mehr mit Orange oder Eosin tingiert und keine Dotterkörner enthält. Diese Epithelzellenschicht sehen wir an der hinteren Wand des embryonalen Schlundes unmittelbar über der Mundöffnung in der mikrophotographischen Aufnahme (Fig. 78, Taf. VIII), welche einen etwas lateralen Längsschnitt durch den Embryo darstellt im Stadium, wo der Rücken schon vollständig verschlossen ist. Diese Epithelschicht geht bald aus der hinteren Wand des Schlundes auch an die vordere über und somit bilden sich an beiden lateralen Enden des am Querschnitte sichelförmigen Schlundes zwei rinnenartige Epithelleistchen, die in der Gegend der Mundöffnung, unmittelbar oberhalb derselben liegen und mit seinen concaven Flächen gegeneinander, mit den convexen aber lateralwärts gerichtet sind. Man sieht ganz klar diese zwei rinnenartigen Leistchen an Horizontalschnitten durch die mehr ventrale Körpergegend des Embryos. Ein sehr interessantes Präparat sehen wir in dieser Hinsicht in Fig. 85 *ss* (Taf. VIII) (mikrophotogr. Aufnahme). Wir erblicken hier den primären Schlund, der gerade in ventro-dorsaler Richtung verläuft, quer durchgeschnitten; seine Wand besteht in der Mitte aus dem dotterreichen Material, aus großen Zellen; in der vorderen Wand finden wir nur fünf Kerne, in der hinteren ebenfalls nur eine sehr geringe Anzahl derselben; die Grenzen zwischen den Zellen sind nicht gut sichtbar. Ganz lateral rechts und links erblicken wir aber die erwähnten Epithelrinnen (*ss*), aus hohen Zellen bestehend; jede Epithelrinne sieht am Querschnitte sichelförmig aus, sie ist concav medianwärts und concvex lateralwärts; der größte Teil der Sichel gehört der hinteren Wand des Schlundes, der kleinere der vorderen; das dotterreiche Zellenmaterial der Schlundwand ist von diesen beiden sichelförmigen (am Querschnitte) Epithelrinnen lateralwärts, von rechts und links, begrenzt.

Nun beginnt ein rasches Wachstum dieser Epithelrinnen und zwar 1) einerseits in der Richtung nach oben, d. h. dorsalwärts, so daß im ganzen Verlaufe des Schlundes diese Rinnen an Querschnitten zum Vorschein kommen und 2) anderseits in der Richtung gegen die Mittellinie, so daß die beiden Rinnen, die rechte

und linke, mit ihren freien, gegeneinander gerichteten Rändern immer mehr sich gegenseitig nähern, bis sie schließlich in der Mittellinie des Schlundes miteinander verschmelzen, wobei sie auf Kosten des dotterreichen, großzelligen Materials wachsen, welches allmählich zugrunde geht und von diesen Epithelzellen resorbiert wird.

Wir haben verschiedene und sehr allmähliche Übergänge gefunden von solchen Zuständen, in welchen die beiden Epithelrinnen nur an den lateralen Rändern des Schlundes vorhanden sind, zu solchen, in welchen ihre freien Ränder immer mehr der Mittellinie genähert sind und den mittleren, dotterreichen, großzelligen Abschnitt der Schlundwand allmählich verdrängen und endlich miteinander zusammenwachsen.

Es ist aber dabei zu bemerken, daß die gegenseitige Verbindung der rechten und linken epithelialen Schlundrinne zuerst an der vorderen Wand des Schlundes zustandekommt, während die Mitte der hinteren Wand des Schlundes noch lange Zeit hindurch aus einem primären, dotterreichen Zellenmateriale besteht, welches hier direkt und ohne Grenze in das gleichfalls dotterreiche, großzellige Gewebe des Darmes übergeht, und zwar dauert dieser Zustand so lange, bis eine offene Kommunikation zwischen dem Schlundlumen und dem Darmlumen hergestellt wird. Die hintere Wand wird dorsal immer dünner und feiner, bis endlich hier eine Öffnung, die in das Darmlumen führt, durchbrochen wird. An der vorderen, dickeren Wand der Schlundes bildet sich inzwischen eine unpaare Falte in der Mittellinie, die immer tiefer in das Lumen des Schlundes hineindringt und dasselbe in eine rechte unh linke Hälfte teilt — was jedoch nur eine provisorische Bildung ist.

Die seitlichen Teile des sich differenzierenden sekundären Schlundes verlängern sich ganz dorsal oberhalb derjenigen Stelle, wo bald die Kommunikationsöffnung zwischen dem Schlund und Darm zum Durchbruch gelangen soll, in ein Paar schmaler, seitwärts und quer gerichteter Säckchen, deren einschichtige epitheliale Wand einige kleine blinde Ausstülpungen bilden kann (nicht immer gelangen sie aber zur Entwicklung). Diese Schlundsäckchen sind provisorische Schlundanhänge, indem sie sich später sehr wahrscheinlich ebenso reduzieren, wie auch die mittlere ansehnliche Epithelfalte, die den Schlund in eine rechte und linke Hälfte teilt, eine Bildung, die ebenfalls im definitiven Zustande nicht zu sehen ist. Sowohl diese mediane Falte, wie auch beide seitliche säkchenförmige Ausstülpungen sind also

lediglich Ausdrücke eines starken Wachstums der Schlundwand und stellen provisorische Bildungen dar. Wir sind der Meinung, daß die erwähnten seitlichen Bildungen der Schlundwand denjenigen entsprechen, die von HUBRECHT und später von ARNOLD gesehen und abgebildet worden sind und die von dem ersteren für Nierenanlagen, von dem letzteren dagegen für rätselhafte Bildungen angesehen wurden, die nur Ausstülpungen des Schlundes darstellen, aber wahrscheinlich gar nichts mit den Nieren zu tun haben, eine Anschauung, der wir auf Grund unsrer Beobachtungen vollkommen beistimmen. Mit den Nierenanlagen haben nämlich diese provisorischen Schlundblindsäcke nichts zu tun, erstens, weil sie immer in offener Kommunikation mit dem Schlunde bleiben, zweitens, weil auch theoretisch sehr kuriös wäre anzunehmen, daß die Nephridien sich als Ausstülpungen des sekundären (definitiven) Schlundepithels entwickeln sollen. Es ist sehr interessant, daß auch BÜRGER über die vermeintlichen Nierenanlagen sich nicht in ganz positiver Art und Weise ausdrückt, vielmehr der Meinung ist, daß diese Bildungen des Schlundes für Nierenanlagen gehalten werden müssen, weil man einerseits nicht weiß, was diese Anhänge bedeuten möchten und anderseits, weil man bisher die Anlagen aller Organe des Nemertinenleibes kennen gelernt hat und nur die Anlagen der Nieren unbekannt waren. Wir sehen also, daß BÜRGER nur per exclusionem die erwähnten Bildungen für die Nierenanlagen hält, er hatte aber in dieser Hinsicht keine direkten Beobachtungen und positiven Beweise. Wir haben dagegen noch eine ganz andre Bildung außer den erwähnten Schlundausstülpungen beobachtet, welche viel wahrscheinlicher für die wirkliche Anlage der Nieren gehalten werden kann; wir werden dazu weiter unten noch zurückkehren. Betrachten wir nun einige Präparate, in welchen die Bildung der medianen Falte wie auch der seitlichen Ausstülpungen der sekundären Schlundwand zu sehen sind.

An Horizontalschnitten durch jüngere Embryonen, wo der quer durchschnittene Schlund schon aus einem definitiven Epithel besteht, wobei jedoch hinten in derjenigen Stelle, wo es etwas später zum Durchbruche einer Öffnung zwischen Schlund und Mitteldarm kommt, dieses definitive (sekundäre) Epithel noch nicht ausgebildet ist, finden wir an der vorderen Wand des Schlundes eine unpaare Epithelverdickung, welche die erste Anlage der oben erwähnten, provisorischen Epithelschlundfalte darstellt.

In Fig. 90 (Taf. VIII), welche einen Horizontalschnitt durch den Embryo eines etwas älteren Stadiums darstellt (Mikrophotographie),

sehen wir in dem querdurchschnittenen Schlunde die erwähnte Falte schon viel stärker entwickelt; die hintere sekundäre Epithelwand gelangt schon in der Mitte des Schlundes zur Entwicklung, wobei sie aber äußerst dünn erscheint. Auch in der Fig. 89, Taf. VIII, (unten rechts) die einen sagittalen Längsschnitt darstellt (Mikrophotographie), sehen wir den Übergang der verdickten Wand des Schlundes in eine sehr dünne Hinterwand, welche das Lumen des Darmes von demjenigen des Schlundes trennt und wo es bald zum Durchbruch einer Kommunikations öffnung kommt.

In Fig. 87 und 90 (Taf. VIII) sehen wir, wie der Schlund eine Tendenz zum Wachstum in lateraler Richtung zeigt; er ist schmal in der antero-posterioren und verbreitert in der lateralen Richtung. Und nun stellen wir uns vor, daß die mediane unpaare Falte ganz oben, oberhalb der Stelle, wo es zum Durchbruch der Öffnung (Kommunikationsöffnung zwischen Schlund und Darm) kommt, so stark nach hinten wächst, daß sie mit der Hinterwand des Schlundes verwächst; auf diese Weise entstehen zwei Blindsäcke, die infolge eines starken Wachstums in lateraler Richtung, in der Querachse liegen bleiben und zwar hinter den beiden Cerebralorganen, wie wir sie in Fig. 86 (Taf.VIII,) in einem Horizontalschnitte sehen (Mikrophotographie). In einer Schnittserie (Fig. 73, Taf. VII), aus welcher der Schnitt Fig. 86 (Taf. VIII) stammt, haben wir alle Übergänge gesehen von demjenigen Bild, in welchem die beiden lateralen blinden Säckchen als ganz freie Bildungen aussehen, zu solchen, wo sie nur als Ausstülpungen der lateralen Teile der Schlundwand oberhalb der Stelle erscheinen, wo es zum Durchbruch der Kommunikationsöffnung zwischen Schlund und Darm kommt. In Fig. 87 (Horizontalschnitt, Mikrophotographie), sehen wir ebenfalls den Schlund im Querschnitt, wobei seine lateralen Enden, wo in etwas mehr oberen Schnitten derselben Serie sackförmige Ausstülpungen der Schlundwand hervortreten, unmittelbar hinter den Cerebralorganen liegen.

Aus den mitgeteilten Tatsachen ist es also einleuchtend, daß das obere Ende des Schlundes oberhalb derjenigen Stelle, wo es zum Durchbruch der Kommunikationsöffnung kommt, zwei laterale nach oben und quer verlaufende und blind geschlossene sackförmige Ausstülpungen bildet. Dieselben haben jedoch nur eine provisorische Bedeutung. Mit dem weiteren Wachstum des Schlundes, so weit wir es zu ermitteln imstande waren, vergrößern sich diese Ausstülpungen nicht, so daß sie verhältnismäßig immer unansehnlicher werden und endlich ganz verschwinden. Diese Tatsache

allein genügt, um jeden Zweifel zu beseitigen, daß diese Bildungen nichts mit den Nieren zu tun haben.

Wir haben oben das Schicksal des primären Schlundes und die Metamorphose desselben zum definitiven beschrieben. Was nun den Mitteldarm oder, sagen wir lieber, den Mitteldarm und Enddarm anbetrifft, so entwickeln sich dieselben im allgemeinen auf eine ähnliche Weise wie der Schlund und zwar insofern, daß auch hier das primäre dotterreiche, mehr erythrophile Material in ein sekundäres, mehr cyanophiles übergeht, wobei auch hier zuerst nur an gewissen Stellen das sekundäre epitheliale Material zum Vorschein kommt und das primäre Material verdrängt und resorbiert. Eine wichtige Differenz im Vergleich mit den Verhältnissen im Schlunde besteht jedoch darin, daß hier die erste Bildung des sekundären Epithels nicht an zwei Stellen (lateral) zum Vorschein kommt, vielmehr am ganzen Umfange des Darmes stellenweise kleine Gruppen von Epithelzellen, die aus zwei, drei, fünf bis sieben Zellen bestehen, zur Entwicklung gelangen und erst allmählich in dem Maße, als diese Zellengruppen das primäre dotterreiche Material resorbieren, miteinander sich verbinden und somit eine ununterbrochene Epithelwand bilden.

Aber nicht nur darin bestehen die Metamorphosen des Darmes. Dieselben beruhen auch auf einer starken Vermehrung der Zellen des primären dotterreichen Materials, was zur Bildung von besonderen, starken, tief in das Darmlumen hineindringenden Falten führt, eine geringere oder größere Verengung des Darmlumens verursacht, und sogar in vielen Fällen eine fast vollkommene Verdrängung des Lumens bedingt. In dem letzteren Falle erscheint der Darm vorübergehend als eine kompakte Bildung, in welcher es sehr bald zur Differenzierung einer centralen Masse und einer peripheren Schicht kommt, wobei die erstere allmählich einer Resorption unterliegt in dem Maße, als die periphere Schicht sich auf die oben erwähnte Art und Weise zu einer sekundären Epithelschicht differenziert.

Betrachten wir nun diese Verhältnisse etwas näher. In ganz frühen Stadien besteht das Entoderm aus einer Schicht cylindrischer, gegen das Lumen ausgebuchteter Zellen, die, wie alle Elemente der Gewebe dieses Stadiums, reich an Dotterkörnchen sind (vgl. z. B. die Fig. 41, Taf. IV). Die Zellen des Entoderms beginnen aber nach dem Verschlusse des Blastopors sich rasch zu vermehren und zwar auf mitotischem Wege. Die das Darmlumen begrenzende Wand wird

mehrschichtig, was besonders in demjenigen Stadium hervortritt, in welchem der Darm nach hinten verdrängt und zum Teil unter einem mehr oder weniger rechten Winkel gegen den primären Schlund gerichtet wird. In diesem Stadium wird das Darmlumen infolge der erwähnten Zellenvermehrung immer kleiner, wie wir es z. B. in Fig. 50, 60 und in noch etwas älterem Stadium, z. B. in Fig. 85 (Mikrophotographie) sehen können. Die sich rasch vermehrenden Entodermzellen verlieren sehr bald ihre cylindrische Gestalt, sie werden im Gegenteil polygonal oder rundlich polygonal, sehr oft auch ganz abgerundet, wie wir es z. B. in Fig. 60 und 61 (Taf. VI) erblicken. Die Abrundung der Zellen verursacht stellenweise eine Lockerung des Entoderms.

Eine andre wichtige Tatsache beruht darin, daß viele Entodermzellen, besonders diejenigen, welche mehr central liegen, einem starken Wachstum unterliegen, wobei wieder dasselbe hervortritt, was wir schon im Ectoderm gesehen haben, und zwar vergrößert sich das Protoplasma in größerem Maße als der Kern, weshalb eine für das Leben der Zelle ungünstige Kernplasmarelation zustandekommt, womit die Tatsache innig verknüpft ist, daß diese stark wachsenden Zellen einem Zerfalle und einer Resorption unterliegen, sobald die definitiven (sekundären) Epithelzellen des Darmes zur Entwicklung gelangen. Daneben läßt sich noch eine andre Tatsache konstatieren und zwar: die stark wachsenden Elemente werden stark erythrophil, sie färben sich intensiv mit Eosin oder mit Orange und die Dotterkörnchen bilden in denselben gröbere Körner oder Schollen. Wir erblicken solche Körner und Schollen z. B. in der Mikrophotographie Fig. 76, 80, 87 (Taf. VIII) oder in der Abbildung Fig. 68 (Taf. VII).

Endlich läßt sich noch konstatieren, daß diejenigen Entodermelemente, welche einem stärkeren Wachstum unterliegen und in welchen es zur Ausbildung größerer Dotterpartikelchen kommt, sehr oft mit benachbarten Elementen von ebensolcher Natur fast zusammenfließen, so daß keine distinkten Grenzen zwischen denselben zu sehen sind.

Wir haben schon oben erwähnt, daß es infolge einer starken Vermehrung und eines Wachstums der Entodermzellen zur Bildung von Falten und Vorsprüngen kommt, die tief in das Darmlumen hineindringen. Die größte Falte entsteht median längs der Dorsalseite der Darmwand, wo ihre Bildung zum Teil durch den Druck seitens des Rüssels und der Rhynchocölomwand bedingt ist, wie wir es an Querschnitten leicht konstatieren können. Diese sehr ansehnliche und mit dem weiteren Verlaufe der Entwick-

lung gewöhnlich noch stark sich vergrößernde Dorsalfalte ist in den Horizontalschnitten Fig. 86 und 90 (Taf. VIII) zu sehen, wo sie im Lumen des Darmes hervortritt; an Querschnitten sieht man, daß sie in die dorsale Darmwand übergeht.

In der Falte sind keine Grenzen zwischen den einzelnen, großen Zellen zu sehen, auch das Lumen der Falte verschwindet sehr bald, so daß sie eine kompakte zellige Masse bildet, die entweder ihren Zusammenhang mit der dorsalen Darmwand behält, bis sie resorbiert wird, oder sich gänzlich von der Darmwand abtrennt und einen kompakten, dicken, rundlichen Zellenstrang bildet, der frei im Darmlumen liegt; besonders in dem hinteren Abschnitte des Darmes kommt es gewöhnlich zur Differenzierung eines solchen Stranges, während in dem mehr vorderen Abschnitte des Darmes der Strang mit der Dorsalwand desselben verbunden bleibt. In Fig. 84 (Taf. VIII), die einen Querschnitt durch den mehr hinteren Abschnitt des Embryos darstellt, wo der Rüssel noch nicht zu sehen ist, erblicken wir sehr schön, daß der Darm aus einer Wandschicht besteht und in seinem Lumen von der zelligen kompakten Masse des erwähnten Stranges erfüllt ist. Eine enge Grenzspalte trennt die beiden Teile voneinander ab.

Sehr oft tritt auch ein Zwischenstadium hervor, in welchem der ganze Darm sich als eine kompakte einheitliche Masse darstellt, wie wir es z. B. in der Fig. 80 (Mikrophotographie, Taf. VIII) erblicken; in solchen Fällen kommt es erst sekundär zur Differenzierung einer centralen Masse und einer peripheren Schicht, welche letztere sich in ein sekundäres Epithel verwandelt, während die centrale Masse zum größten Teil einer völligen Resorption unterliegt.

Was die Differenzierung des definitiven (sekundären) Epithels anbetrifft, so entsteht dasselbe gleichzeitig an vielen Punkten der Darmwand, gruppenweise, wie wir es schon oben erwähnt haben. In jeder Zellengruppe, die aus zwei bis sieben Zellen besteht, kommt es zur Differenzierung der einzelnen Zellen auf folgende Weise: die Zelle wird plasmareich und saftig, nimmt eine längliche, cylindrische oder konisch-cylindrische bis spindelförmige Gestalt an, der Kern vergrößert sich, wird oval, reich an Chromatinelementen; das Plasma dieser Zellen färbt sich bläulich nach der Tinktion mit Hämotoxylin und Orange (oder Eosin), während das Plasma der benachbarten, nicht in dieser Weise veränderten und mit vielen Dotterelementen versehenen Zellen orange gelblich (mit Orange) oder rötlich (mit Eosin) gefärbt wird. Diesen sehr auffallenden Unterschied sehen

wir in Fig. 68 (Taf. VII). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung vermehrt sich die Anzahl der Zellen in einer jeden Gruppe und zwar auf Kosten des dotterreichen Materials, welches in dem Maße, als die Zellengruppen sich vergrößern, immer mehr von denselben verdrängt und resorbiert wird. In Fig. 68 sehen wir schon in manchen Epithelzellen Dotterkörnchen liegen, die von den Zellen aufgenommen worden sind, und die hier einer Resorption unterliegen.

Der Prozeß dauert so lange fort, bis die einzelnen Zellengruppen miteinander sich verbinden und es somit zur Bildung einer ununterbrochenen Epithelschicht kommt.

Die im Lumen des Darmes übriggebliebenen primären, dotterreichen Entodermelemente, unterliegen einem Zerfalle und zwar: Sie fließen in eine einheitliche Masse zusammen, die Kerne zerfallen in Körnchen und somit bildet sich eine breiartige dotterreiche Masse, die ebenfalls von den peripheren Epithelzellen allmählich resorbiert wird. Es scheint uns dabei sehr wahrscheinlich, daß ein gewisser Teil dieser breiartigen Masse im Lumen des Darmes unresorbiert bleibt und die ersten Fäces des Wurmes bildet.

Am Schluß vergleichen wir die von uns beobachteten Veränderungen im Mitteldarme mit denjenigen, die von andren Forschern beschrieben worden sind. Barrois nennt das dotterreiche Entodermmaterial ganz unbegründet »masse graisseuse«. Der französische Forscher sagt: »Malgré les anciennes erreurs, sans cesse reproduites[1] sur la formation du tube digestif, il n'est pas permis aujourd'hui de révoquer en doute la différenciation directe de la masse graisseuse qui remplit le corps en paroi de l'intestin. Cette différenciation . . . consiste en trois processus: 1) assemblage des globules en couche continue venant tapisser la paroi du corps; 2) apparition d'un protoplasme transparent entre ces globules; 3) division de la couche sarcodique ainsi formée en éléments cellulaires, tandis que les globules graisseux q'elle contient se fragmentent en granules hépatiques (mit diesen Namen bezeichnet Barrois «les granules opaques . . . qu'ont trouve ordinairement une grande quantité flottant librement dans la cavité du tube digestif); enfin séparation de la couche

[1] Barrois erwähnt z. B., daß Dieck (Jen. Zeitschr. 1874) «semble considérer la masse graisseuse comme destinée à être résorbée, tandis que le tube digestif se forme plus haut sous forme d'une bande pâle» und macht weiter eine Bemerkung «cette dernière (d. h. une bande pâle) n'est vraisemblablement que la gaine de la trompe».

ainsi formée de la paroi du corps». «Les globules graisseux . . . viennent se condenser à la périphérie en une couche continue; un petit nombre seulement des globules graisseux demeure situé dans la cavité: ceux-là restent compris dans l'intérieur de la couche qui formera l'intestion et finissent par être expulsés sous forme de méconium.»

Wir sehen aus dieser in vielen Hinsichten sehr unklaren Beschreibung BARROIS', daß auch er wahrscheinlich im Grunde genommen, dieselben Verhältnisse gesehen hat, wie wir, aber sie wurden ihm in vielen Punkten nicht genug klar und verständlich. Das wichtigste für uns ist, daß auch BARROIS eine primäre und eine sekundäre Darmwand wie auch eine periphere Schicht und eine centrale Masse unterscheidet, also ähnlich wie wir es gesehen haben. ARNOLD beschreibt gleichfalls ein Stadium, in welchem das ganze Darmlumen von einer kompakten zelligen Masse des Entoderms erfüllt ist; er nennt diese Masse primäres Entoderm, was nicht ganz richtig ist, da wir unter dem primären Entoderm, gewöhnlich dasjenige Entoderm bezeichnen, welches noch Elemente des Mesoderms in sich einschließt, und nach der Abtrennung des Mesoderms wird das Entoderm als sekundäres bezeichnet. ARNOLD aber bezeichnet das dotterreiche Darmgewebe als primäres und das sich aus diesem differenzierende definitive Epithel als sekundäres Entoderm. Die Differenzierung dieses »sekundären« Entoderms beschreibt er zwar nicht, gibt aber einige Abbildungen, die sehr richtig sind und denselben Verhältnissen entsprechen, welche wir oben beschrieben und abgebildet haben; er stellt z. B. in seiner Fig. 20 *a* ein Stadium dar, in welchem die Verbindung des Schlundes mit dem Darme durch eine Öffnung noch nicht stattgefunden hat, wo aber in der Darmwand gruppenweise sekundäre Epithelzellen vorhanden sind, wobei jede Zellgruppe von den andern benachbarten durch große (dotterreiche — obwohl ARNOLD die Struktur dieser Zellen nur ganz schematisch darstellt und dessen Plasma unrichtig als eine ganz homogene Bildung abbildet) Zellen des »primären« Entoderms abgegrenzt sind.

Die Umgestaltung des primären dotterreichen Darmgewebes in das definitive Epithel war für HUBRECHT (1885) nicht vollkommen klar. In Fig. 81 seiner Arbeit stellt er eine Masse von Zellmaterial mit Kernen im Lumen des Darmes dar, während in der peripheren Schicht noch keine distinkten Epithelzellen differenziert sind; dies centrale »celmateriaal met Kernen« dient nach HUBRECHT wahrscheinlich als Nahrung für das junge Tier. In andern Larven stellt er in der Darmwand (Fig. 66 seiner Arbeit) schon definitive Epithelzellen und keine

centrale Masse dar, und drückt sich darüber folgendermaßen aus (S. 35): »Dat bij andere larven dit verschijnsel blijkbaar uitbleef en de oorspronkelijke hypoblast-cellen in hun geheel tot het definitieve celbekleedsel van den darm werden, ist eene afwijking van der regel, waarop ik de aandacht wilde vestigen, maar waarvan ik niet in staat ben voorshands eene verklaring te vinden.«

Die komplizierte Art und Weise der Entwicklung des definitiven Darmepithels, wie wir sie oben beschrieben haben, ist den mit der Desorschen Larve versehenen Lineiden eigentümlich, während bei denjenigen, die eine Pilidiumlarve besitzen, dieselbe wahrscheinlich einfacher ist. Sehr wahrscheinlich ist diese Differenz damit verknüpft, daß die Pilidiumlarve sehr bald sich aktiv zu ernähren beginnt, während bei der in den Eihäuten verbleibenden Desorschen Larve, die sich lange Zeit selbständig zu ernähren nicht imstande ist, das Entoderm viel dotterreicher sein muß, d. h. eine ziemlich reiche Quantität des Ernährungsmaterials für die Gewebe der anwachsenden Larve enthalten muß. Beim *Pilidium* soll nach den Untersuchungen von Salensky (1912) die Entwicklung des Darmes wirklich sehr einfach verlaufen. »Der Darm,« sagt er, »behält während der ganzen Entwicklung seine ursprüngliche Form eines rundlich ovalen Sackes und nur zum Schluß der Entwicklung fängt er an, schneller als die umgebenden Körperteile zu wachsen.«

Doch scheint es uns, daß auch hier manche Prozesse ähnlich wie bei der Desorschen Larve verlaufen, die aber von Salensky (54) unerwähnt geblieben sind. Wir sehen z. B. in Fig. 23 der Arbeit Salenskys im Mitteldarm eine faltenförmige Bildung, die bloß aus dotterreichem Material ohne Kerne zu bestehen scheint (bezeichnet durch *Mg*). In Fig. 31 und 31 *A* ist der Mitteldarm so von Salensky abgebildet, als stelle er eine in gewissen Distrikten kompakte zellige Bildung dar; in Fig. 36 *C* der Arbeit desselben Autors sehen wir im Mitteldarm in seiner hinteren Abteilung eine kompakte Masse mit wenigen Kernen. Auch die Fig. 40, 39 *A* und andre überzeugen uns, daß in der Entwicklung des Darmes beim *Pilidium* sehr wahrscheinlich weit gehende Veränderungen hervortreten, die auf einem Verbrauche des Dottermaterials und auf einer Differenzierung des definitiven Darmepithels aus dem primitiven dotterreichen Material zu beruhen scheinen, ähnlich wie wir es bei der Desorschen Larve (aber hier in weit größerem Maße) beschrieben haben.

Was die Bildung der Analöffnung anbetrifft, so erscheint dieselbe bei *L. ruber* verhältnismäßig sehr spät, und zwar bei dem schon

aus den Eihüllen befreiten jungen Würmchen. Ebenso spät erscheint die Analöffnung auch bei den »*Pilidium*-Nemertinen« nach SALENSKY. Die Analöffnung entsteht bei *L. ruber* am hinteren Körperende infolge einer lokalen Verwachsung der Darmwand mit dem Ectoderm und eines Durchbruches einer Öffnung, wobei das Ectoderm eine sehr kleine Einstülpung an der Verwachsungsstelle mit der Darmwand bildet. Die erste Spur einer solchen Einstülpung in Gestalt eines kleinen Grübchens erblicken wir in Fig. 89 (Taf. VIII) (Mikrophotographie, unten rechts an der Tafel). Auch die Differenzierung des Darmes in einen Mitteldarmabschnitt und Hinterdarmabschnitt erfolgt erst in späteren Stadien, wenn das Tierchen schon ganz frei kriecht.

X. Die Entwicklung der Nephridien.

Was die Entstehung der Nephridien anbelangt, so haben wir diesen Gegenstand schon oben erörtert, und zwar beim Beschreiben der Entwicklung des Schlundes. Wir haben schon die Meinung ausgesprochen, daß diejenigen Bildungen, die von HUBRECHT, BÜRGER bei der DESORschen Larve und beim *Pilidium* und von SALENSKY beim *Pilidium* abgebildet und als Nephridienanlagen bezeichnet worden sind, wahrscheinlich keine Nephridienanlagen sind, vielmehr aber denjenigen zuerst rinnenartigen und später säckchenförmigen Bildungen des sich differenzierenden Schlundes entsprechen, welche wir oben beschrieben haben und welche auch ARNOLD abgebildet und erwähnt hat mit der richtigen Bemerkung, daß es ihm keineswegs bewiesen erscheint, daß diese Bildungen in irgendwelchem Verhältnis zur Nephridienentwicklung stehen.

BÜRGER war ebenfalls nicht vollkommen sicher, daß diese Bildungen Nierenanlagen darstellen und er hat diese Annahme mehr auf Grund theoretischer Erwägungen gemacht, indem er sich folgendermaßen geäußert hat: »Einen unanfechtbaren Beweis, daß aus den als Nephridienanlagen geschilderten Gebilden wirklich die Nephridien der erwachsenen Nemertine sich entwickeln, würde man dann erbringen, wenn man die Entwicklung des Ausführungsganges . . . demonstrieren könnte . . . Wenn ich die geschilderten Anlagen trotz des Mangels dieses Nachweises für die der Nephridien halte, so geschieht es, weil ich nicht wüßte, was sie sonst bedeuten sollten. Die Organisation der Nemertine ist durchaus bekannt, für jedes Organ haben wir die embryonale Anlage sicher festgestellt mit Ausnahme des Nephridialapparates. Nun können wir eine Anlage nicht unterbringen

und für ein Organsystem fehlt uns die Anlage! . . . Der Einwurf, daß die Oesophaguseinstülpungen (richtiger gesagt — bemerken wir — Ausstülpungen, da sie ja nach außen gerichtet sind) vorübergehende, etwa larvale Organe darstellen, ist doch in Anbetracht ihrer Lage und relativ späten Ausbildung undenkbar.« Und doch scheint es uns mit größter Wahrscheinlichkeit, daß sie wirklich vorübergehende Bildungen sind, da sie mit der vorschreitenden Entwicklung des Tierchens sich immer unansehnlicher darstellen.

Nach Salensky erscheinen die Nephridienanlagen zwischen der Mundöffnung und den Cerebralscheiben als Einstülpungen des subumbrellaren Ectoderms, und als solche wachsen sie zwischen dem Oesophagus und die Cerebralscheiben hinein. Erinnern wir uns, daß nach unsern Untersuchungen die ersten Anlagen der Schlundrinnen ebenfalls an der Mundöffnung etwas hinten und lateral, also zwischen der Mundöffnung und den Cerebralorgananlagen erscheinen und daß diese Rinnen dann nach oben wachsen; wenn also der primäre Schlund als der definitive Schlund gedeutet würde und die zwei Rinnen an seinen lateralen Rändern als Neubildungen erklärt würden, so könnte man sagen, daß die vermeintlichen Nephridienanlagen (d. h. die Schlundrinnen) zwischen dem Oesophagus und den Cerebralorganen hineinwachsen. Wir wissen nun weiter, daß diese Schlundrinnen, indem sie weiter rückwärts und auch gegeneinander wachsen, an ihren dorsalen Enden in zwei sackförmige Ausstülpungen übergehen, die zwischen dem Oesophagus und den Cerebralorganen liegen bleiben. Wenn wir z. B. die Fig. 30 *E* in der Arbeit Salenskys (54) mit unsern Präparaten vergleichen, kommen wir zur Überzeugung, daß sehr wahrscheinlich die vermeintlichen Nephridienanlagen Salenskys den von uns beschriebenen Schlundrinnen und aus denselben rückwärts zustandekommenden sackförmigen Ausstülpungen vollkommen entsprechen. Und unsre Annahme scheint uns wesentlich dadurch unterstützt zu werden, daß Bürger und Hubrecht die vermeintlichen Nierenanlagen einfach als Ausstülpungen des Schlundes bezeichnen und dasselbe nimmt auch Arnold an. Trotz den sehr sorgfältigen Untersuchungen haben wir keine andern Bildungen in der Gegend des Mundes gefunden, die denjenigen entsprechen möchten, welche von Salensky beschrieben worden sind. Die vollkommene Homologie der vermeintlichen Nephridienanlagen mit den von uns beschriebenen Schlundbildungen, die nur provisorische Bildungen sind, scheint uns also höchst wahrscheinlich zu sein.

Wo sind also die wahren Nephridienanlagen zu suchen? Wir

können in dieser Hinsicht nur wenige Angaben liefern, die aber vielleicht zur Lösung dieser äußerst schwierigen Frage beitragen möchten. Und zwar in der Gegend zwischen dem Oesophagus, Cerebralorganen und der ventralen Rhynchocölwand, die eine mesodermale Bildung darstellt, finden wir eine Anhäufung von Mesodermzellen, die vielleicht teilweise als Wucherungen der Rhynchocölwand selbst entstanden sind; und aus dieser Mesodermanhäufung wächst jederseits ein äußerst dünner zelliger Strang, in welchem sehr früh ein enges Lumen erscheint; der Strang wächst nach hinten, seitlich zwischen dem Rhynchocöl und der Darmwand liegend. Wir sehen diesen Strang, in welchem schon ein enges Lumen hervortritt, von einer Schicht Zellen begrenzt, in der Mikrophotographie Fig. 89, *N* (Taf. VIII). Es ist sehr wahrscheinlich, daß dies die Nephridiumanlage ist. Die Anlage des Nephridiums sehen wir auch sehr schön bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 71 (Taf. VII), die einen Teil eines Sagittalschnittes darstellt. Wir sehen hier die kritische Stelle zwischen dem Schlund, Cerebralorgan und Rhynchocölomwand. Diese letztere zeigt an dieser Stelle eine kleine Verdickung; unterhalb des Cerebralorgans erblicken wir eine Zellenanhäufung, die in einer Spalte zwischen allen erwähnten Organen liegt und die eine kleine Höhle (von triangulärer Gestalt) enthält, welche von einer Schicht Zellen begrenzt ist; diese Zellenschicht verlängert sich nach hinten in einen sehr dünnen Zellenstrang (*N*), in welchem noch keine Höhle vorhanden ist. Die Anlage ist eine rein mesodermale Bildung und ist von allen erwähnten Organen sehr deutlich abgegrenzt und vorn von einigen spindelförmigen Mesodermzellen umhüllt.

Sowohl der Gestalt, wie auch der Lage nach betrachten wir diese Anlage höchst wahrscheinlich als die Nierenanlage. Dieselbe steht in gar keinem genetischen Verhältnis zu den Ausstülpungen des Schlundes, welche rein ectodermale und provisorische Bildungen darstellen. Die Entwicklung des Nephridiums aus einer mesodermalen Anlage steht in vollem Einklange mit den Tatsachen, welche uns aus der Embryologie vieler andrer Würmer bekannt sind. Aber auch wir vermochten nicht, infolge des Mangels an Material von noch älteren Stadien, die Entwicklung des Nephridiums noch weiter zu verfolgen und die Bildung der äußeren Öffnungen der Nierengänge zu konstatieren. Trotzdem scheint uns höchst wahrscheinlich zu sein, daß die erwähnte mesodermale Anlage eben diejenige des Nephridiums sei.

XI. Die Entwicklung der Derivate des Mesoderms (exclusive Nephridien).

Wir haben schon oben die Entwicklung des Mesoderms bei *L. ruber* kennen gelernt. Indem wir zur Betrachtung der Entwicklungsgeschichte mancher Derivate des Mesoderms, wie der Leibeshöhle mit den sie begrenzenden Schichten, der Muskulatur, des Bindegewebes und des Parenchyms (wir unterscheiden diese zwei zuletzt erwähnten Gewebsarten im Sinne Montgomerys [32]), wie auch des Gefäßsystems und verschiedener Abteilungen der obigen Organe und Organsysteme (z. B. des Rhynchocöloms, der Muskulatur des Rüssels usw.) übergehen, müssen wir zuerst bemerken, daß mit diesen Fragen sehr wichtige Probleme der Morphologie des Nemertinenleibes innig verknüpft sind, und zwar 1) die Frage, ob wir bei den Nemertinen sowohl echtes Mesoderm wie auch Mesenchym unterscheiden müssen und 2) ob wir hier ein echtes Cölom finden — Fragen, welche schon vielfach erörtert worden sind, besonders aber gründlich von Salensky in fast allen Schriften dieses Forschers über Nemertinen sehr kritisch betrachtet wurden.

Was die erste dieser zwei allgemeinen Fragen anbetrifft, so haben wir uns in dieser Hinsicht schon oben geäußert. Wir sind nämlich der Meinung, daß das Mesoderm, welches den beiden Urmesoblastzellen ihre Herkunft verdankt als echtes Mesoderm (Mesoblast) betrachtet werden muß, dasjenige aber, welches hauptsächlich in Gestalt von vielen, vom primären Entoderm einzeln sich abtrennenden Zellelementen entsteht, als Mesenchym bezeichnet werden kann. Aber wir haben gesehen, daß bei der von uns untersuchten Nemertine die beiden Arten von Zellelementen des Mesoderms nicht streng voneinander unterschieden werden können, da sie sich sehr bald miteinander vermischen, als ein einheitliches Gewebe in das Blastocöl eintreten und zusammen zur Bildung verschiedener mesodermalen Organe verwertet werden, so daß in bezug auf die prospektive Bedeutung beider Mesodermarten, des echten Mesoderms (Produkte der Urmesoblastzellen) und des Mesenchyms, kein Unterschied und keine Grenze durchgeführt werden kann.

Im allgemeinen sind wir also mit Coe, Arnold und Salensky darin einig, daß man wenigstens denjenigen Teil des Mesoderms, welcher aus den Urmesoblastzellen entsteht, als echtes Mesoderm (Mesoblast) bezeichnen soll.

Was die Cölomfrage anbetrifft, so halten Arnold und Lebedinsky das Cölom für eine vorübergehende embryonale Bildung, welche dann

verschwindet. SALENSKY aber ist der Meinung, daß Cölom nicht nur im embryonalen Zustande, sondern auch bei ausgewachsenen Nemertinen vorhanden ist, während noch andre Forscher, wie BÜRGER, die Anwesenheit des Cöloms bei den Nemertinen sowohl im embryonalen Zustande wie auch bei den ausgewachsenen Formen vollkommen in Abrede stellen. MONTGOMERY beschreibt auch bei ausgewachsenen Formen ein geräumiges Cölom.

Wir sind der Meinung, daß diese strittige Frage auf Grund von rein embryologischen Tatsachen nicht gelöst werden kann, und zwar eben deshalb, weil bei den Nemertinen, wenigstens bei der von uns untersuchten Form, keine distinkten Mesodermstreifen mit den drinnen sich differenzierenden Cölomhöhlen entstehen, die die primäre Leibeshöhle verdrängen, wie dies bei so vielen andern Tieren mit typischen Cölomsäcken vor sich geht. Hier, im Gegenteil, dringen die Mesodermzellen in das Blastocöl und differenzieren sich erst sekundär in ein somatisches und splanchnisches Blatt, von welchen das erstere zuerst den ectodermalen Keimscheiben, das letztere der Darmwand anliegt und außerdem entwickeln sich ebenfalls sekundär, in diesem Mesoderm, vorzugsweise aber in derjenigen Schicht, welche dem somatischen Blatt entspricht, Höhlen, z. B. die geräumige Rhynchocölhöhle. Wir können uns hier also nicht auf rein embryologische Tatsachen stützen, da die Verhältnisse hier zu stark verwickelt und zu stark verändert sind.

Wir konstruieren uns aber sehr oft in der Embryologie gewisse Schemen und wollen die entsprechenden Tatsachen in dieselben hineinzwängen, indem wir vergessen, daß in der Natur solche Schemen nicht existieren und daß nicht immer die Tatsachen in die Bahnen solcher Schemen sich hineinzwängen lassen. Wir fragen, ob bei den Nemertinen eine sekundäre Leibeshöhle existiert, ob hier das Blastocöl vollkommen durch die sekundäre Leibeshöhle verdrängt wird, ähnlich wie z. B. bei *Sagitta* oder bei den Anneliden? Die Tatsachen zeigen uns aber, daß die Verhältnisse bei den Nemertinen sich nicht in ein solches Schema hineinzwängen lassen. Hier sehen wir zuerst ein geräumiges Blastocöl, dann finden wir wandernde Mesodermzellen, und zwar sowohl Produkte der Urmesoblasten, wie auch des Entoderms, die in diese Blastocölhöhle hineintreten und endlich sehen wir eine Differenzierung dieser Zellen in eine splanchnische und parietale Schicht, und dann wieder eine Differenzierung von gewissen Höhlen in diesen Schichten — Verhältnisse, die uns beweisen, daß das Cölombildungsschema, welches für viele andre Tiere paßt, hier gar nicht passen kann. Wir können uns also in solchen Fällen einzig und allein auf die Tat-

sachen der Embryologie nicht stützen, um uns einen Begriff über den wahren Sachverhalt und um einen Vergleich mit andern Tiergruppen zu bilden. Dazu dient ein indirekter Weg, und zwar Erwägungen von mehr theoretischer Natur. Wir kommen zum Schluß, daß 1) die Tatsache, daß bei den Nemertinen außer dem als Mesenchym zu bezeichnenden Mesoderms Produkte der Teilung von zwei Urmesoblastzellen hervortreten, die entschieden denjenigen vieler andrer Tiere mit sekundärer Leibeshöhle entsprechen; 2) die Tatsache, daß die in das Blastocöl wandernden Mesodermzellen sich in zwei Schichten differenzieren, ebenso wie das Mesoderm bei Tieren mit typischen Mesodermsäckchen, 3) die Tatsache endlich, daß im Körper der Nemertinen sehr geräumige, vom Mesoderm begrenzte Höhlen hervortreten, z. B. die Rhynchocölhöhle, wie auch andre engere Spalten — alle diese Tatsachen, trotzdem daß hier das Blastocöl eigentlich nicht vollkommen verdrängt wird und das Mesoderm keine Mesodermstreifen, Mesodermsomiten oder Mesodermsäcke bildet, dafür sprechen, daß die Nemertinen als Organismen betrachtet werden müssen, deren Körperhöhlungen, von Mesodermzellen begrenzt, der sekundären Leibeshöhle oder den Produkten der Differenzierung einer solchen Leibeshöhle entsprechen.

In Fig. 61, 62 (Taf. VI), im Stadium, bevor noch die vorderen Keimscheiben mit den hinteren zusammengewachsen sind, ist eine ansehnliche Blastocölhöhle vorhanden und die Mesodermzellen liegen teils in derselben, teils wandern sie schon einerseits gegen die Keimscheiben, anderseits gegen die Darmwand — die erste Anlage der splanchnischen und parietalen Schicht, die später noch distinkter hervortreten. Die splanchnische Mesodermschicht bleibt sehr schwach entwickelt, ist eine sehr lange Zeit einschichtig, während in der parietalen Schicht die Mesodermzellen sich stark vermehren, wodurch die Leibeshöhle einer Verengerung unterliegt. Sobald aber der Rüssel sich in den Körper zu vertiefen beginnt, erblicken wir, daß er einen Teil des parietalen Mesoderms, welcher ihm direkt anliegt, mit sich gegen die Leibeshöhle verdrängt. In Fig. 61 (Taf. VI) sehen wir eine Schicht von Mesodermzellen (des parietalen Mesoderms), welche unmittelbar der Anlage des Rüssels anliegen und welche später mit derselben gegen die Leibeshöhle verdrängt werden. Diese Mesodermzellen vermehren sich energisch und spalten sich früh in zwei Schichten, in eine innere, die dem Rüssel direkt anliegt und in eine äußere, wobei zwischen beiden Schichten eine sekundäre geräumige Höhle (Rhynchocölhöhle) entsteht, die wir als einen besonders differenzierten Teil der sekundären

Leibeshöhle betrachten. Die Differenzierung dieser Rhynchocölhöhle erfolgt zuerst an der ventralen Seite des Rüssels, wie wir es in der Mikrophotographie Fig. 79 (Taf. VIII) sehen, wo unterhalb des Rüssels eine geräumige Höhle auftritt, während an andern Stellen in der Umgebung dieses Organs noch keine Höhle zu sehen ist. Bald erscheint aber diese Höhle von allen Seiten des Rüssels, welcher wie von einem cylindrischen Sack umgeben wird, wie wir es in der Mikrophotographie Fig. 81, 82, 83 im Querschnitte, oder in der Mikroph. Fig. 80 (Taf. VIII links) im Sagittalschnitte sehen können. Aus der parietalen Wand der Rhynchocölhöhle entwickelt sich die äußere Wand des Rhynchocöls, aus der visceralen, die den Rüssel direkt umgibt, entsteht die Muskulatur des Rüssels, wie auch die innere (viscerale) Wand der Rhynchocölhöhle. Diese etwas weitere Differenzierung sehen wir in Fig. 71 (Taf. VII) dargestellt. Am hinteren Ende des Rüssels sind die beiden mesodermalen Schichten der Rhynchocölwand voneinander nicht abgegrenzt, vielmehr bilden sie hier eine einheitliche Anlage, aus welcher der Retractor des Rüssels zur Entwicklung gelangt. In dieser Hinsicht, wie auch überhaupt in betreff der Entwicklung des Rüssels samt dem Rhynchocöl sind unsre Beobachtungen mit denen Arnolds (1) im Einklange.

Wir halten die Rhynchocölhöhle für einen Abschnitt des Cöloms, worin wir mit Arnold im Einklange sind. Hubrecht dagegen betrachtet die Rhynchocölhöhle als ein Überbleibsel des Blastocöls, was auch Salensky für richtig hält, indem er sagt: »Mit dem Cölom hat sie in der Tat nichts zu tun, weil das Cölom außerhalb dieser Höhle liegt und in keiner Verbindung mit dieser Höhle steht. . . jede Höhle, welche zwischen dem Ectoderm oder Entoderm und dem Mesoblast zum Vorschein kommt, als ein Überrest des Blastocöls betrachtet werden kann.« Dieser Auffassung Salenskys können wir nicht beistimmen und zwar: 1) deshalb, weil auch diejenige Höhle im Kopfteile des *Pilidium*, welche Salensky als das eigentliche Kopfcölom betrachtet »nur von dem somatischen Blatte des Mesoderms begrenzt ist« und zwar nach eignen Untersuchungen von Salensky, während in typischen Fällen das Cölom sich immer zwischen dem somatischen und visceralen Blatte des Mesoderms befindet; 2) die Rhynchocölhöhle liegt nicht zwischen dem Ectoderm (oder Entoderm) und dem Mesoderm, wie ein typisches Blastocöl, sondern sie ist von allen Seiten vom Mesoderm begrenzt, und zwar von Produkten der parietalen Schicht desselben. Wenn wir also die außerhalb des Rhynchocöls vorhandenen Spalten im Kopfabschnitt des *Lineus*-Embryos als eine

sekundäre Leibeshöhle erklären, so müssen wir dasselbe auch in bezug auf die Rhynchocölhöhle annehmen. Was diese Spalten anbelangt, die im Kopfabschnitt des Embryos außerhalb der Rhynchocölomwand vorhanden sind und die wir ebenfalls für Derivate der sekundären Leibeshöhle halten, obwohl sie mit der weiteren Entwicklung des Wurmes vom Parenchym fast vollkommen verdrängt werden, so erscheinen sie zwischen der Rhynchocölwand, dem Gehirne, den beiden Cerebralorganen und der Schlundanlage als ansehnliche Höhlen, die z. B. in Fig. 88 (Mikrophotographie, Querschnitt) gut zu unterscheiden sind: auch in Fig. 87 (Mikrophotographie, Horizontalschnitt) ist das Kopfcölom zwischen dem Schlund, Cerebralorgan und Gehirn sehr schön zu sehen. Diese provisorischen Spalten — mit andern Worten Derivate des Kopfcöloms — sind bei *Lineus ruber* von Mesodermzellen begrenzt, die vorzugsweise der parietalen Mesodermschicht entstammen.

Im Rumpfe existiert die Cölomhöhle nur sehr kurz, da sie von dem sich entwickelnden Parenchym, Bindegewebe, tiefer Schicht der Hautdrüsen und von den Muskelschichten allmählich vollkommen verdrängt wird. Über die Kopfhöhlen wird noch später die Rede sein (s. weiter). Die Differenzierung des Mesoderms zum Bindegewebe, Parenchym und Muskelschichten erfolgt erst in verhältnismäßig späten Entwicklungsstadien, wenn das Tierchen schon frei wird. Nach unsern Beobachtungen beginnen die beiden primären Mesodermschichten: die viscerale und parietale Schicht sehr viele Zellen zu produzieren, die die Cölomspalten zwischen beiden Schichten ausfüllen. Somit bildet sich eine einheitliche sekundäre Mesodermschicht zwischen Ectoderm und Entoderm, die dann weiteren Veränderungen zu unterliegen beginnt und zwar differenziert sie sich wahrscheinlich in alle Gewebsarten, welche sich zwischen der Haut und der Darmwand entwickeln. Wir sagen in alle Gewebsarten; wir müssen jedoch bemerken, daß dies keinem Zweifel unterliegt, insofern es sich um die circuläre und um die innere longitudinale Muskelfaserschicht und auch um die Mehrzahl der Parenchymelemente handelt; was jedoch die sogenannte Cutisschicht samt der äußeren longitudinalen Muskelschicht, wie auch der sehr spärlich entwickelten und zuerst bei *L. ruber* von mir und Oxner (36) beschriebenen Schicht der feinen äußeren circulären Muskelfaserchen anbetrifft, die am meisten peripher liegen, so ist die Sachlage ziemlich kompliziert und sehr schwer zu ermitteln, so daß die Quelle dieser Schichten noch speziell von uns betrachtet werden muß.

Bürger (6) war der erste, der bei den Heteronemertinen nicht nur bei erwachsenen Tieren die Cutisschicht samt der äußeren longi-

tudinalen Muskelfaserschicht beschrieben hat, vielmehr auch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht diese Bildungen näher untersuchte, indem er zum Schluß gelangte, daß die Cutisschicht mit der äußeren longitudinalen Muskelfaserschicht im Gegensatz zu allen übrigen Muskelschichten und Parenchymschichten, die mesodermalen Ursprungs sind, sich sonderbarerweise aus dem Ectoderm entwickelt. Er beschreibt diese Verhältnisse beim *Pilidium*, indem er sich folgendermaßen ausdrückt: »Nicht allein das Epithel leitet sich von den Keimplatten her, . . . sondern auch die Cutis mitsamt der äußeren Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauches. In der Anlage der Cutis, die anfänglich eine Schicht von Kernen darstellt . . . fielen uns auch zuerst Drüsenzellen, kleine, meist kugelige, glänzende . . . Gebilde auf, welche einen dünnen Stiel besitzen, der in das Epithel hineingeht (Ausführgang). Sodann aber sehen wir in der Schicht, zuerst spärlich verstreut, kleine, hellglänzende eckige Pünktchen, welche die Schnitte von Muskelfibrillen sind. Diese gehören freilich teils der Cutis an, zumeist aber bilden sie die äußere Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauches . . .« »daß der dreischichtige Hautmuskelschlauch der Heteronemertinen also doppelten Ursprungs sei und sich mit des Cutis in Gemeinschaft anlege.« (Die Nemertinen des Golfes von Neapel 1895. S. 476.)

Die Abbildungen, die BÜRGER zum Beweise des obigen Entstehungsmodus der Cutisschicht samt der äußeren longitudinalen Muskelfaserschicht gibt, sind aber keineswegs für den Leser überzeugend; wir finden hier keine allmählichen Übergänge, die uns in unzweideutiger Weise eine solche Entwicklungsweise beweisen könnten. Die Beobachtungen BÜRGERS wurden von SALENSKY (1912) vollkommen bestätigt. Nach diesem Autor läßt sich die Entwicklung der Cutisschicht bereits in sehr jungen Entwicklungsstadien in Form einer Ectodermverdickung in den Rumpfkeimscheiben erkennen; erst nachträglich dringt die Cutisschicht aus dem Rumpfe auch in den Kopfteil des Wurmleibes vor. Die Verdickung des Ectoderms beginnt zuerst in den vorderen Teilen der Rumpfscheiben und dann schreitet sie auch nach hinten vor; nach dem Verwachsen der Rumpfscheiben mit der Rückenscheibe erscheint die Verdickung auch in dieser letzteren. Die histologische Differenzierung der Cutisschicht tritt, nach SALENSKY, erst nach dem Schluß des Umwachsens der Rückenseite des Embryos ein. »In den jungen Stadien — sagt SALENSKY — wo die Cutisschicht von der Hypodermis noch nicht abgetrennt ist, besteht dieselbe aus cylindrischen Zellen, welche denjenigen der Hypodermis vollkommen

gleich sind . . . dann nimmt die Cutisschicht allmählich ein bindegewebiges Aussehen an. Es bildet sich zwischen ihren Zellen eine Zwischensubstanz, welche die cylindrischen Zellen der Cutisschicht voneinander abtrennt . . . die Zellen verlieren ihre cylindrische Gestalt, werden teils abgerundet oder oval . . . Am Schluß der Entwicklung der Nemertine kann man an den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten die ersten Muskelfasern . . . in Form von kleinen schwarzgefärbten Pünktchen . . . erkennen«. Diese Verhältnisse sind leider nicht mit ganz überzeugenden Abbildungen illustriert. In der von Salensky zitierten Fig. 40 ist schon eine scharfe Grenze zwischen dem Hypoderm und der darunterliegenden Schicht zu sehen und in dieser letzteren bezeichnet Salensky mit *Rms* Ringsmuskelschicht (?), in einer andern Figur, nämlich 36 *A*, sollen die Muskelfibrillen in der Cutisschicht auftreten (im Text bezeichnet mit *Mf*, S. 48), aber in der Abbildung sieht man weder diese Muskelfibrillen, noch die im Text erwähnte Bezeichnung *Mf*. Wir müssen überhaupt bemerken, daß in dieser wichtigen Frage, die sonst überall so äußerst klare und überzeugende Arbeit Salenskys uns nicht unzweideutig erscheint. Wir haben deshalb unsre Aufmerksamkeit ganz besonders auf diese Frage gelenkt; wir müssen aber leider bemerken, daß es uns nicht gelungen ist, zu einem ganz sicheren Schluß in dieser äußerst schwierigen Frage zu gelangen; es scheint uns aber die Angabe Bürgers und Salenskys nicht genug überzeugend zu sein, und sogar wenig wahrscheinlich.

Unsre Beobachtungen in der betreffenden Frage sind folgende: Die Rumpfkeimscheiben bestehen, ähnlich wie andre Keimscheiben, zuerst aus einer Schicht Zellen (Fig. 63 u. *A*); auf der inneren Fläche legen sich dieser Ectodermschicht, wie wir schon gesehen haben, zahlreiche Mesodermzellen an, die wir als die parietale Mesodermschicht bezeichnet haben, wobei sich diese Zellen energisch vermehren. Nach der Verwachsung der beiden Rumpfkeimscheiben miteinander und mit der Rückenscheibe bildet hier die parietale Mesodermschicht eine kontinuierliche Lage. Sehr früh beginnen aber auch die Ectodermzellen der Scheiben sich zu vermehren und wir bestätigen die Angabe Salenskys, daß man die dadurch bedingte Verdickung der Keimscheiben zuerst in den vorderen Abschnitten der beiden Rumpfkeimscheiben erkennen kann; später aber tritt sie auch an allen andern Stellen hervor. Solange aber die Keimscheibe einschichtig ist, kann man eine scharfe Grenze zwischen dem Ectoderm derselben und dem darunterliegenden Mesoderm beobachten. Wenn jedoch in der Ectodermschicht eine Zellenproliferation beginnt, verändern sich die Verhältnisse. Manche

Zellen dringen tiefer hinein und erscheinen unterhalb dem Niveau der Ectodermschicht, indem sie sich zwischen die darunterliegenden Mesodermzellen hineinschieben; anderseits dringen manche Mesodermzellen zwischen die tiefer liegenden Ectodermzellen hinein und somit wird die Grenze zwischen dem Ectoderm und Mesoderm verwischt. Solche Verhältnisse sehen wir z. B. in einem Sagittalschnitt durch die Rumpfkeimscheibe im Stadium, in welchem mit den Rumpfkeimscheiben die Rückenscheibe schon vollkommen verwachsen ist (Fig. 69, Taf. VII). Wir erblicken hier cylindrische Ectodermzellen, die in einigen (zwei bis drei) Schichten liegen, darunter rundliche oder spindelförmige Mesodermzellen und endlich spindelförmige Mesodermelemente, die dem Entoderm (der Darmwand) direkt anliegen und die splanchnische Mesodermschicht darstellen. In diesem Präparate war es schon unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen dem Ectoderm und Mesoderm durchzuführen.

In dem ein wenig älteren Entwicklungsstadium, am Sagittalschnitte durch eine ganz entsprechende (wie in Fig. 69, Taf. VII) Gegend der Rumpfkeimscheibe erblicken wir ein folgendes Bild (Fig. 70). Wir sehen eine Schicht Ectodermzellen, wo in manchen Zellen der Kern am Grunde liegt und im oberen Abschnitte der Zelle ein drüsiger Inhalt vorhanden ist (seröse Drüsen der oberflächlichen Schicht); unterhalb dieser Schicht trifft man Ectodermzellen von birnförmiger Gestalt, die peripherwärts in einen Hals übergehen, der sich zwischen die oberflächlichen Zellen hineinschiebt — junge Drüsenzellen der tieferen Schicht (unter welchen es etwas später zur Differenzierung von serösen und schleimigen Drüsenzellen kommt); unterhalb dieser tiefen Drüsenschichtanlage erblicken wir einige Lagen von rundlichen, rundlich-ovalen Zellen und noch tiefer spindelförmige Mesodermzellen; mitunter sieht man auch verästelte Zellen vom bindegewebigen Charakter zwischen der tiefen Drüsenschichtanlage und der erwähnten Lage von rundlichen und rundlich-ovalen Zellen. Wir sehen alle diese Verhältnisse in Fig. 70 (Taf. VII). Wenn wir nun die Fig. 69 mit 70 vergleichen, wird es uns fast unmöglich, mit aller Sicherheit zu entscheiden, ob diejenigen Zellenlagen, die unterhalb der tieferen Drüsenschichtanlage liegen, ectodermaler oder mesodermaler Herkunft seien. Wir haben viele Präparate der betreffenden Stadien durchgesehen und immer waren wir in Verlegenheit, wenn wir wünschten, diese Frage zu entscheiden; es ist ja sehr klar, daß wenn zwei innig nebeneinanderliegende Zellenschichten (Ectoderm und Mesoderm) sich vermehren und vielfach

ineinandergreifen, so ist es äußerst schwer zu entscheiden, ob die in der Mitte zwischen denselben zu liegen kommenden Zellenlagen der einen oder der andern primären Schicht ihre Herkunft verdanken.

In noch späterem Entwicklungsstadium, vermehren sich stark die unterhalb der tiefen Drüsenzellenanlage liegenden Zellen, wie es in den Mikrophotographien Fig. 86 oder 87 (Taf. VIII) zu sehen ist; es bildet sich eine dicke Schicht von ganz locker liegenden Mesodermzellen, die sich später in verschiedenen Richtungen zu differenzieren beginnen, indem sie alle Muskelschichten, das Bindegewebe und Parenchym liefern. Diese Differenzierung erfolgt schon in einem verhältnismäßig sehr späten Entwicklungsstadium, bei den schon frei kriechenden Würmchen.

In Fig. 72 (Taf. VII), die einen Teil des Sagittalschnittes durch das kriechende, äußerst junge Würmchen darstellt, sehen wir schon die wichtigsten Mesodermprodukte differenziert. Unter dem Hautepithel, dem die oberflächlichen erytrophilen und die viel tiefer liegenden erytrophilen und cyanophilen Drüsen angehören, sehen wir eine feine homogene Schicht (*c*), die teilweise der Cutisschicht entspricht und in derselben äußerst feine Pünktchen (schwärzlich oder tief blau bei Eisenhämatoxylinfärbung), welche die äußeren circulären Muskelfaserchen darstellen; diese Bildungen sind wahrscheinlich Produkte des Ectoderms (s. weiter); unter diesen Bildungen sehen wir die äußeren longitudinalen Muskelfasern (*L*), dann folgt eine sehr lockere Schicht mit Bindegewebszellen; — weiter nach innen — die Schicht der inneren circulären Muskelfasern (*C*) und noch tiefer die inneren longitudinalen (L^1) Muskelfasern, die schon dem Entoderm (*DW*) anliegen. In Verbindung mit manchen Muskelfasern sehen wir länglich-ovale Kerne, welche wahrscheinlich Myoblastenkerne darstellen. Außerdem finden wir im Epithel und unter dem Epithel noch viele lichtbrechende Dotterkugeln, die denjenigen gleich sind, welche äußerst zahlreich in den Entodermzellen liegen; diese Kugeln färben sich mit Eisenhämatoxylin tief violett bis schwarz. Wir müssen noch hinzufügen, daß beim ausgewachsenen Exemplar des *Lineus ruber* die äußeren longitudinalen Muskelfasern in zwei Lagen liegen: die eine, äußere, dünnere liegt nach außen von den Leibern der Drüsenzellen der tiefen Schicht, die andre, innere, dickere, nach innen von diesen letzteren, in direkter Nachbarschaft der dicken circulären Schicht (s. Fig. 74, 75, Taf. VII). Aus dem Vergleich der Fig. 72 und 74 ist es leicht zu erkennen, daß zuerst nur die äußere dünnere Lage der äußeren longitudinalen Muskelschicht zum Vorschein kommt.

Wir vermochten also nicht auf dem Wege einer direkten Beobachtung zu entscheiden, ob die Cutisschicht mitsamt den äußeren longitudinalen Muskelfasern dem Ectoderm entstamme; wir können jedoch auch keine direkten Gegenbeweise anführen. Wenn wir jedoch folgende Tatsachen berücksichtigen, und zwar 1) daß die Verdickung des Ectoderms und die Bildung von mehreren Zellenschichten in demselben mit der Ausbildung von tief unter dem definitiven Epithel liegenden sehr zahlreichen Drüsen und Drüsenpaketen (von seröser und schleimiger Natur) innig verknüpft ist, 2) daß es keine scharfe Grenze zwischen den aus der Teilung der Ectodermzellen und den aus der Vermehrung der Mesodermzellen entstehenden Elemente durchführbar ist, 3) daß die äußeren longitudinalen Muskelfasern vollkommen dem Bau nach denjenigen der circulären und inneren longitudinalen Schicht gleichen und daß endlich 4) die äußerst zarten und direkt unterhalb dem definitiven Hautepithel spärlich verlaufenden äußeren circulären Muskelfaserchen sich dem Bau nach und dem Habitus nach (viel dünner und zarter) von andern Muskelfasern im Leibe des *Lineus ruber* unterscheiden — wenn wir alle diese Tatsachen in Erwägung ziehen, so gelangen wir zu einem sehr wahrscheinlichen Schluß, daß die äußeren longitudinalen Muskelfasern ebenso wie alle andern tiefer liegenden Muskelschichten samt den Bindegewebs- und Parenchymelementen dem Mesoderm ihren Ursprung verdanken. Die äußerst zarten, spärlichen, ganz oberflächlich liegenden Muskelfaserchen der äußeren circulären Schicht samt der homogenen Schicht unter dem Hautepithel, die teilweise der Cutisschicht andrer Formen entspricht (Fig. 72), verdanken aber sehr wahrscheinlich einzelnen Ectodermzellen, die als Mesenchymelemente sich vom Ectoderm abtrennen, ihren Ursprung. Diese ganze Frage halten wir aber noch nicht für endgültig erledigt. An andern, in embryologischer Hinsicht vielleicht günstigeren Objekten wird diese Frage noch definitiv gelöst sein müssen.

Die Entwicklung des Blutgefäßsystems ist innig mit den Fragen über das Mesoderm und Cölom verbunden. Nach den Untersuchungen von Hubrecht entwickeln sich die Blutgefäße bei der Desorschen Larve im Prinzip auf ähnliche Weise wie das Rhynchocölom, und zwar aus dem Blastocöl (Archicöl), indem gewisse Abteilungen desselben von Mesodermzellen umgeben werden. Bürger beschreibt beim *Pilidium* die Bildung des Gefäßsystems folgendermaßen. Ehe die vorderen Keimscheiben verschmolzen sind, existieren zwei linsenförmige Hohlräume in der »Gallerte« des *Pilidium*; die

Hohlräume entwickeln sich auf Kosten der »Gallerte« des *Pilidium* und zwar durch Verflüssigung derselben.

Außerdem bildet sich in der »Gallerte«, d. h. im Mesoderm an der Stelle, wo die beiden Kopfscheiben verschmelzen, ein unpaarer Hohlraum, der große »Binnenhohlraum«, der bestehen bleibt, während die zuerst erwähnten verschwinden. In diesen Hohlraum stülpt sich das Rhynchocölom, den Rüssel enthaltend, vor. Diesen »Binnenhohlraum« nennt Bürger Archihämalraum; diese Höhle bleibt sehr lange einheitlich und wird erst nach der Bildung des Rhynchodäums durch ein ventrales und dorsales Septum längs in je zwei Räume zerlegt, die, nachdem sie enger geworden sind, die beiden Kopfgefäße darstellen. Die Entstehung der Archihämalhöhle kommt nach Bürger dadurch zustande, »daß die Gallerte (Mesoderm) des *Pilidium* teilweise flüssig wird. Die frei werdenden Zellen bilden die Tunica propria des Archihämalraums; es werden wohl aber auch solche als Urblutkörper in der Höhle flottieren«. »Den Hohlraum «, sagt Bürger, »welchen Salensky im Bereich der hinteren Keimscheiben als Cölom bezeichnet, muß ich als Blutraum — Urblutgefäß — auffassen.« Das endgültige Resultat von Bürgers Beobachtungen lautet: »Indem die Archihämalhöhle sich nach hinten ausdehnt und gegliedert wird, wandelt sie sich in das Blutgefäßsystem der Nemertine allmählich um« (»Die Nemertinen«, 1895, S. 470). Salensky (1912) behauptet, daß die Archihämalhöhle Bürgers derjenigen Höhle beim *Pilidium* entspricht, welche er (Salensky) als Cölom bezeichnet. Und nun sagt Salensky, nachdem er den zuletzt erwähnten Passus aus der Arbeit Bürgers anführt, daß seine Beobachtungen ihn zum Schluß führten, »daß die Blutgefäße hier durchaus nicht als Teile des Cöloms erscheinen, sondern daß sie in das Cölom hineinragen. Das Blutgefäßsystem der Nemertinen ist doch sehr kompliziert gebaut und besteht, wie mir scheint, aus zweierlei verschiedenen Elementen: aus den echten Blutgefäßen und aus den Überbleibseln der Cölomhöhle, welche beide, wie bei den Hirudineen, miteinander in Verbindung treten können. Es ist deswegen zulässig, daß einige Bestandteile des Cöloms als Blutgefäße bei den ausgebildeten Nemertinen funktionieren, aber im morphologischen Sinne doch Teile des Cöloms darstellen.« Wir sehen also, daß im Grunde genommen keine große Differenz in den Anschauungen Bürgers und Salenskys existiert.

Unsre Untersuchungen bei *L. ruber* führten uns zum Schlusse, daß manche Blutgefäße und zwar ohne jeden Zweifel die großen Seitengefäße wirklich als Verlängerungen des Kopfcoeloms oder mit

andern Worten des sogenannten Archihämalraums Bürgers darstellen, während andre Gefäße, besonders das Rückengefäß, sich nicht im Zusammenhange mit diesen Kopfhöhlen entwickeln und höchst wahrscheinlich als Interstitien und Spalten im Mesoderm entstehen, weshalb sie, vom morphologischen Standpunkte, als Residua des Blastocöls gedeutet werden müssen; wir möchten uns also der Anschauung Salenskys anschließen, daß die Blutgefäße der Nemertinen, ähnlich wie diejenigen der Hirudineen, sehr wahrscheinlich von zweierlei Ursprung sind.

Was die Kopfhöhlen anbelangt, die den Seitengefäßen des Blutgefäßsystems den Anfang geben, so ist es sehr charakteristisch, daß diese Höhlen zuerst von lockeren Mesodermzellen und vom dotterreichen primären Ernährungsmaterial ganz ausgefüllt sind, welches vorzugsweise dem primären Ectoderm entstammt und dann vollkommen zugrunde geht, indem es teils resorbiert, teils in eine flüssige Substanz verwandelt wird, welche sehr wahrscheinlich auch der Blutflüssigkeit den Anfang gibt, in welcher die Mesodermzellen frei flottieren, die ersten Blutkörperchen darstellend; ein Teil der Mesodermzellen, die die Höhle auskleiden, verwandelt sich in die zarten Wandungen der Blutgefäße.

Erinnern wir uns an die Verhältnisse, die wir schon oben dargestellt haben und zwar bei der Beschreibung des Zusammenfließens der Keimscheiben. Erinnern wir uns, daß im Stadium, in welchem vorn die Rückenscheibe mit den Kopfscheiben sich noch nicht verbunden hat und eine schmale zungenförmige vordere Verlängerung bildet, beiderseits des Rüssels samt der sie umgebenden Mesodermhülle zwischen der Rückenscheibe und den Kopfscheiben in das Blastocöl zahlreiche dotterreiche Elemente des primären Ectoderms (der Serosa) hineindringen. Wir sehen das sehr schön in Fig. 81 *D* (Querschnitt, Mikrophotographie), wo wir bemerken können, daß diese zelligen Massen bis zur visceralen Mesodermschicht, die die Darmwand bedeckt, hineindringen; sie füllen etwa zwei laterale ansehnliche Gruben aus, die sich beiderseits des Rüssels samt seiner mesodermalen Hülle befinden, wie es in der Fig. 81 (Taf. VIII) zu sehen ist. Zwischen der Rückenscheibe, die hier, wie gesagt, noch sehr schmal und mit den Kopfscheiben lateral noch nicht verbunden ist, und dem Rüssel oder richtiger gesagt, seiner mesodermalen Hülle zieht sich ein provisorisches mesodermales senkrechtes Septum, welches eben in der Fig. 81 zu sehen ist, und das die beiden erwähnten Gruben oben voneinander abgrenzt. Ähnliches sehen wir in Fig. 82 (Querschnitt, Mikrophotographie).

Wenn in etwas späteren Stadien die Verschmelzung der Rückenscheibe mit den Kopfscheiben stattgefunden hat, verwandeln sich die erwähnten Gruben in geschlossene Höhlen, die ebenfalls von dem erwähnten dotterreichen zelligen Material primär-ectodermalen Ursprungs erfüllt sind, wie die Fig. 83 (Taf. VIII) zeigt (Querschnitt, Mikrophotographie); hier sieht man links schon eine völlige Verbindung der Rückenscheibe mit den Kopfscheiben, rechts bleibt noch eine enge Spalte zwischen denselben. Es entstehen also beiderseits des Rüssels und seiner Hüllen (wie auch des inzwischen sich differenzierenden Rhynchocöloms) zwei ansehnliche Höhlen, mit dem erwähnten zelligen Materiale ausgefüllt und von einer Lage des Mesoderms begrenzt und zwar seitens der Außenwand (durch die Verschmelzung der Keimscheiben entstanden) von der parietalen Schicht des Mesoderms, seitens des Darmes von der visceralen Mesodermschicht und endlich median durch die äußere (mesodermale) Rhynchocölomwand begrenzt, wie wir das eben in Fig. 83 so äußerst klar sehen.

In die genannten Höhlen dringt außerdem ein dotterreiches embryonales Zellenmaterial auch von unten durch eine Spalte zwischen den unteren und hinteren Rändern der Kopfscheiben und dem primären Schlund (Embryonalschlund), wie wir es in Fig. 77, Taf. VIII (Sagittalschnitt, Mikrophotographie) sehen, wo aus dem primären Ectoderm ein Zellenstrang vor dem embryonalen Schlund in die Leibeshöhle des Embryos hineindringt. Unterhalb des Rüssels und seinen Hüllen verbinden sich die beiderseitigen Höhlen in eine unpaare Höhle, die zwischen dem Schlunde, den Cerebralorganen und dem Rüssel samt seinen Hüllen (dorsalwärts) und dem Darme gelagert ist und ebenfalls vom erwähnten embryonalen dotterreichen Zellenmaterial ausgefüllt und von einer Mesodermschicht begrenzt ist. Da diese Höhlen vom visceralen und parietalen Mesoderm umschlossen sind, halten wir dieselben für die Derivate der sekundären Leibeshöhle, d. h. des Cöloms (mit Salensky). Die unpaare, mediane Höhle ist in Fig. 87 (Taf. VIII) im Horizontalschnitte (Mikrophotographie) zu sehen und sie ist, wie gesagt, nur eine direkte Verlängerung der beiden oben erwähnten paarigen Höhlen.

Wie schon oben erwähnt, verwandeln sich die bisher — sit verbo venia — soliden Höhlen, d. h. Höhlen, die mit einem dotterreichen, von außen her eingewanderten Materiale vollgestopft sind, in wirkliche Höhlen, in dem Maße, als die zelligen Materialien allmählich teilweise resorbiert und teilweise verflüssigt werden. Wenn wir z. B. die Fig. 85 mit der Fig. 87 (Taf. VIII), welche letztere ein viel älteres

Entwicklungsstadium darstellt, vergleichen, so finden wir, daß die vorher mit zelligem Materiale, welches als ein Ernährungsmaterial dient, vollgestopfte Höhle sich in eine wirkliche Höhle verwandelt hat, in der nur eine Anzahl von wandernden Mesodermzellen und eine helle Flüssigkeit zu finden ist.

Wie das erwähnte zellige Ernährungsmaterial zugrundegeht, das haben wir schon eben beschrieben. Wir erinnern uns, daß die dotterreichen und körnchenreichen Zellen, die typisch erythrophil sind (wie das zugrunde gehende primäre Ectoderm und das zugrunde gehende Gewebe des embryonalen Schlundes und das primäre zugrunde gehende Gewebe des Darmes) einer Vergrößerung unterliegen, wobei das Plasma viel stärker als der Kern wächst, daß infolge der ungünstig werdenden Kernplasmarelation die Zellen ihre Lebensfähigkeit verlieren, dann in Körnchen und Schollen zerfallen und von den Mesodermzellen allmählich resorbiert und teilweise auch ganz verflüssigt werden.

Nun können wir weiter einstimmig mit Bürger die interessante Tatsache bestätigen, daß die erwähnten primären Höhlen sich teilweise direkt in Gefäßstämme verwandeln, teilweise Gefäße aus sich hervorsprossen lassen. Dies bezieht sich vor allem auf die Seitengefäße. In Fig. 87 (Taf. VIII) sehen wir die centrale Höhle sich nach hinten verlängern, so daß sie jederseits das Cerebralorgan umgibt; bei stärkeren Vergrößerungen sieht man klar an diesem Präparate, daß eine Schicht Mesodermzellen hier die Höhle von allen Seiten umgibt, so daß das Cerebralorgan etwa wie in einem zweischichtigen Sack vertieft ist, dessen Höhle eben den Anfangsabschnitt des Seitengefäßes darstellt. In älteren Entwicklungsstadien sehen wir diese Höhlen jederseits sich weiter nach hinten und lateral verlängern, wir erblicken sie z. B. in Fig. 89 schon hinter dem Oesophagus, in noch älteren Stadien jederseits noch weiter nach hinten lateral vom Darme. Wir konnten fast Schritt für Schritt an zahlreichen Präparaten die Verlängerung der erwähnten Höhlen nach hinten hin in die Seitengefäße beobachten, so daß uns die Entwicklung dieser Gefäße aus den genannten Höhlen keinem Zweifel zu unterliegen scheint. Was jedoch die andern Gefäße anbelangt, vor allem das Dorsalgefäß, so ist es sehr wahrscheinlich, daß dasselbe in situ im Mesoderm entsteht, indem zwischen den Elementen desselben zahlreiche Spalten und Lücken überall sich vorfinden.

Es folgt aus dem Obigen, daß die umfangreichen Seitengefäße als Produkte des Cöloms sehr wahrscheinlich aufgefaßt werden müssen. Dieser Schluß, zu dem wir durch unsre embryologischen Untersuchungen gelangt sind, findet auch eine nicht unbedeutende Stütze in manchen

anatomischen und entwicklungsmechanischen (Regeneration) Tatsachen. Bei den Lineiden sind ja die Seitengefäße am stärksten entwickelt im Vergleich mit andern Blutgefäßen und bei manchen, z. B. beim *Lineus lacteus* bilden sie kolossale Säcke, die viel eher an das Cölom, als wirklich an Blutgefäße erinnern. Dazu kommt noch eine von uns (43) konstatierte, höchst interessante Tatsache, daß bei der Regeneration der Hinterabschnitte des Körpers bei *L. lacteus* die Seitengefäße in ihrem hinteren Abschnitte kolossale, sackförmige, fast den ganzen Leib zwischen dem Darm und der Körperwand samt Muskulatur ausfüllende Auftreibungen bilden, die nur vermittels eines dorsalen und ventralen longitudinalen Septums, etwa wie Mesenterien, voneinander abgegrenzt erscheinen und was noch viel interessanter ist, daß in diesen beiden so stark verbreiterten Seitengefäßen eine Anzahl sehr regulär angeordneter Quersepten erscheint, wie wir es in den Fig. 15 (Textfigur), Fig. 37 (Taf. VII) und in der Mikrophotographie Fig. 38 (Taf. VI) unsrer Arbeit »Fortgesetzte Studien über die Regeneration der Nemertinen. II. Regeneration des *Lineus lacteus* Rathke« (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXXV. Hft. 2. 1912) dargestellt haben.

Alle diese, sowohl die direkten, wie auch die zuletzt angeführten indirekten Beweise führen uns zum Schlusse, daß in den Blutgefäßen der Nemertinen sehr wahrscheinlich zweierlei Bildungen zu unterscheiden sind, die einen, die nur Derivate des Cöloms sind und den Charakter desselben behalten und das sind nämlich vor allem die Seitengefäße, und andre Gefäße, die sich sehr wahrscheinlich unabhängig von den letzteren entwickeln und sekundär mit denselben in Verbindung treten, sich aus den Lücken im Mesoderm herausbilden und als Residua des Blastocöls aufgefaßt werden müssen — das Rückengefäß. Es finden somit die Anschauungen Salenskys, was das Vorhandensein von zweierlei Arten von Gefäßen im Leibe der Nemertinen in bezug auf die Genese derselben anbelangt, eine Bekräftigung durch unsre Untersuchungen und theoretische Erwägungen. — Daß große Bluträume, als welche wir die Seitengefäße der Nemertinen betrachten, Teile des echten Cöloms darstellen können, das möchte auf den ersten Blick etwas befremdend lauten. Aber erwägen wir, daß auch bei den Hirudineen gewisse Bluträume als reduzierte Abschnitte des Cöloms allgemein anerkannt werden und daß die ganze Leibeshöhle der Insekten, die als ein kolossaler Blutraum mit speziellen Einrichtungen zur Circulation (Diaphragmamuskeln, Pericardialsinus usw.) funktioniert, morpho-

logisch als eine Summe der Cölomsäckehöhlen und des Blastocöls angesehen werden muß, da sich hier, bekanntlicherweise die zuerst verschlossenen Cölomsäcke öffnen und mit dem Blastocöl in direkte Verbindung treten. Die Theorie von MIGUEL FERNANDEZ (13 bis), das »dreistämmige Nemertinengefäßsystem auf einen Darmblutsinus zurückzuführen«, wobei der Darmblutsinus genetisch als »ein Spaltraum im Parenchym«, ganz unabhängig vom Cölom, betrachtet wird — kann uns nicht befriedigen, da er keineswegs auf Tatsachen beruht und überhaupt ganz willkürlich ist.

XII. Die Entwicklung des Nervensystems.

HUBRECHT (19) hat bekanntlicherweise das ganze Nervensystem der DESORschen Larve aus dem Mesoderm hervorgeleitet. »Das Gehirn — sagt er — und die beiden seitlichen Nervenmarkstämme (Seitenstämme), in welchen sich schon früh zellige und faserige Nervenelemente unterscheiden lassen, entwickeln sich aus Mesoblastzellen, welche sich gegen die Platten sekundären Epiblasts lagern.« Diesen großen Irrtum HUBRECHTS hat SALENSKY korrigiert, indem er im Jahre 1886 in seiner Arbeit über Bau und Metamorphose des *Pilidium* zu folgenden Resultaten gelangte: »Die ersten Anlagen des Nervensystems der Nemertinen erscheinen in Form von zwei Ectodermverdickungen, die im Bereiche der vorderen Scheibenpaare zu beiden Seiten der Rüsseleinstülpung entstehen. Die vorderen verdickten Teile dieser gemeinsamen Nervenanlagen stellen die Anlagen der Bauch- und Rückenlappen des Gehirns, die hinteren die der Lateralnervenstämme (Seitenstämme) dar. Die Bauchcommissur der Gehirnganglien kommt infolge der Verwachsung beider Bauchlappen . . . und tritt viel früher als die Rückencommissur zutage. Die Lateralnerven (Seitenstämme) bilden sich als unmittelbare Fortsetzungen der primitiven Nervenanlagen aus . . . und setzen sich nach erfolgter Verwachsung im Rumpfteile fort.« Das ganze Nervensystem stellt also nach SALENSKY nur ein Produkt des Ectoderms der Kopfkeimscheiben dar und von hier aus wächst es (die Seitenstämme) in den Rumpf des Nemertinenleibes hinein.

BÜRGER (6), der die ectodermale Herkunft des Nervensystems beim *Pilidium* bestätigt hat (1895), nimmt aber gegen SALENSKY an, daß sowohl die Kopfscheiben wie auch die Rumpfscheiben sich an der Bildung des Nervensystems beteiligen: »Es ist nicht richtig — sagt BÜRGER (l. c. S. 474) — wenn SALENSKY nur den Kopfscheiben die Bildung des Centralnervensystems zuschreibt, behauptend, von dort aus wüchsen

die Seitenstämme innen an den Rumpfscheiben nach hinten aus, sondern ich muß es nach meinen Untersuchungen an *Pilidium* als völlig sicher hinstellen, daß sich sowohl das hintere als auch das vordere Scheibenpaar an der Bildung des Centralnervensystems beteiligen. Es bringen nämlich die Kopfscheiben nur die dorsalen Ganglien und die sie verbindende dorsale Commissur hervor, die Rumpfscheiben aber liefern ganz und gar die ventralen Ganglien und die Seitenstämme nebst der die ventralen Ganglien verbindenden (ventralen) Commissur.« Das Nervensystem der Nemertinen entsteht also nach BÜRGER nicht aus einer einzigen, sondern aus einer zweifachen, zuerst örtlich getrennten Anlage hervor, indem die ventralen Ganglien und die Seitenstämme einen andern Mutterboden besitzen als die dorsalen Ganglien. Einer ähnlichen Anschauung ist auch LEBEDINSKY; auch nach ihm hat »das Nervensystem der Nemertinen einen doppelten Ursprung« und entwickelt sich aus einer ventralen und dorsalen Abteilung.

In seiner letzten Arbeit (1912) verteidigt SALENSKY mit aller Kraft seinen bisherigen Standpunkt in betreff der Entwicklungsgeschichte des Nervensystems und führt neue Tatsachen und neue Beweise an, um die Unzulässigkeit der Anschauungen von BÜRGER zu beweisen. Er ist der Meinung — was wir auf Grund unsrer eignen Untersuchungen über die DESORsche Larve des *Lineus ruber* für vollkommen richtig halten — daß BÜRGER deshalb sich geirrt hat, weil er sich nur der Querschnitte bedient hat. Wenn zu entscheiden ist, ob die Seitenstämme durch Fortsetzung der Kopfanlagen des Nervensystems nach hinten hin entstehen, so müssen wir uns der Längsschnitte bedienen; Querschnitte würden uns, wie SALENSKY richtig bemerkt, nicht viel in dieser Hinsicht aufklären. Und nun auf Grund vom Studium zahlreicher Sagittalschnitte und Horizontalschnitte außer den Querschnitten kommt SALENSKY zum Schluß, daß die erste Anlage des Nervensystems in den Kopfscheiben auftritt, daß in den Rumpfscheiben vor ihrem Verwachsen mit den Kopfscheiben keine Spur des Nervensystems vorhanden ist und daß die Seitenstämme von dem Gehirn auswachsen und in die verwachsenen Rumpfscheiben hineintreten. Unsre Untersuchungen an *Lineus ruber* bestätigen vollkommen in allen diesen Hinsichten die Angaben SALENSKYS über die Entwicklung des Nervensystems beim *Pilidium*.

Wann beginnt die allererste Differenzierung der Nervensystemanlage im Ectoderm der Keimscheiben? SALENSKY beobachtete die erste Anlage dieses Gewebesystems noch bevor die beiden Kopfkeimscheiben miteinander zusammen geflossen waren und sogar bevor noch

die Anlage des Rüssels zum Vorschein kam. Bei der DESORschen Larve haben wir das nicht bemerkt; bis zu diesem Stadium sind die beiden Kopfkeimscheiben durchwegs einschichtig, so daß keine Spur irgendwelcher Differenzierung eines Nervensystems in denselben zu sehen ist. Bei Embryonen, bei welchen die erste Anlage des Rüssels hervortritt, hat SALENSKY die Anlage des Nervensystems noch viel deutlicher gesehen; die Kopfkeimscheiben bestehen in diesem Entwicklungsstadium nach SALENSKY aus drei ectodermalen Zellenschichten, von welchen die obere die Anlage des späteren Hautepithels, die zwei unteren aber die Anlage des Nervensystems bilden, indem in denselben eine fibrilläre Substanz zum Vorschein kommt. Bei der DESORschen Larve haben wir auch in diesem Stadium noch keine Bildung des Nervengewebes (z. B. der fibrillären Substanz) in den Kopfkeimscheiben angetroffen, obwohl stellenweise das Ectoderm dieser Scheiben schon aus zwei Zellenschichten besteht: aus einer äußeren, die aus hohen cylindrischen Zellen besteht und einer inneren, die aus niedrigeren Zellen zusammengesetzt ist (vgl. z. B. die Fig. 63). Wir müssen bei dieser Gelegenheit bemerken, daß man überhaupt sehr vorsichtig sein muß, wenn man die Keimscheiben als mehrschichtig erklären will, da es ziemlich schwer ist, einen vollkommen queren Schnitt zu bekommen; wenn derselbe etwas schief durch die Keimscheibe durchgeführt worden ist, scheint dieselbe schon mehrschichtig zu sein.

Wir haben die Entwicklung des Nervengewebes ganz klar erst in dem Stadium gesehen, in welchem die beiden Kopfkeimscheiben schon vollkommen miteinander zusammengeschmolzen waren, wenn aber noch die rinnenförmige Grenze zwischen denselben zu beobachten war. Die Anlage des Nervensystems ist paarig. Sowohl an der unteren wie auch an der oberen Seite der gebogenen, kuppenartigen Keimscheiben, d. h. sowohl unterhalb der Rüsselanlage, wie auch oberhalb derselben erblicken wir eine sehr starke Proliferation des Ectoderms; es entstehen hier zahlreiche Zellenschichten, die eine lange Zeit hindurch noch nicht von der oberflächlichen Schicht, d. h. der späteren Hautepithelschicht abgegrenzt sind. Gleichzeitig tritt also sowohl unterhalb der Rüsselanlage, die schon stärker nach hinten vorgewachsen ist, wie auch oberhalb derselben eine starke Verdickung im Ectoderm, die eine Art verdickten Ringes darstellt und den Rüssel samt seiner Mesodermhülle von allen Seiten rings umgibt und an der inneren gegen das Kopfcölom zugekehrten Fläche ebenfalls von einer dünnen Mesodermschicht bekleidet ist. Die ringförmige Verdickung, die zuerst gleichmäßig dick

ist, differenziert sich sehr bald so, daß in zwei Punkten: einem dorsalen und einem ventralen, die in der Medianebene liegen, wie auch in zwei lateralen Punkten, die in der Querachse des Körpers liegen, die ringförmige Anlage dünner wird, während in den vier Feldern, die zwischen diesen vier Punkten liegen, eine stärkere Verdickung erscheint. In diesen vier Feldern tritt auch zuerst die fibrilläre Substanz hervor, in den verdünnten Verbindungsteilen an der dorsalen und ventralen Seite des Kopfes erscheint sie ein wenig später: diese zwei verdünnten Verbindungsteile, eine dorsale und eine ventrale, bilden die dorsale und ventrale Gangliencommissur, während die mehr lateralen Verdickungen jederseits ein dorsales und ein ventrales Ganglion darstellen. Es entstehen somit durch Differenzierung des primären Ringes sowohl die beiden Paare der Ganglien: das dorsale und ventrale Ganglienpaar, wie auch die beiden Gangliencommissuren, so daß wir sagen können, daß das ganze Gehirn eine einheitliche ringförmige Anlage hat, die aus zwei primär paarigen Anlagen gebildet worden ist. Wir müssen noch eine interessante Tatsache hervorheben und zwar, daß Ganglienanlagen länger mit der künftigen Epithelhautschicht zusammenhängen als die Commissuren, besonders die dorsale Commissur, die verhältnismäßig am frühesten frei wird. In Fig. 88, Taf. VIII (Querschnitt, Mikrophotographie), die einen Schnitt darstellt, der in querer und dabei etwas schiefer Richtung durchgeführt worden ist, sehen wir beiderseits des Rüssels (sammt seinen Hüllen) die beiden seitlichen, dorsalen Verdickungen, in welchen central die fibrilläre Substanz liegt — die Anlagen der beiden dorsalen Ganglien, zwischen denselben die dorsale Commissur, die oberhalb des Rüssels frei verläuft, während die Ganglienanlagen noch mit dem Hautepithel zusammenhängen; unterhalb jedes Dorsalganglions sieht man die gangliösen Massen der Cerebralorgane und endlich ventral — die Anlagen der Ventralganglien ebenfalls mit der fibrillären Substanz in der Mitte (alle diese Anlagen sind in demselben Querschnitt zu sehen und weil der Schnitt etwas schief durchgeführt worden ist, sieht man auch den Schlund durchgeschnitten).

Was die Seitenstämme, d. h. Lateralnerven anbelangt, so bestätigen wir die Untersuchungen SALENSKYS, daß dieselben nicht in situ in den Rumpfkeimscheiben oder, sagen wir kürzer, im Rumpfe entstehen, sondern von der Gehirnanlage und zwar von dem ventralen Teile dieser Anlage nach hinten hin in den Rumpf hineinwachsen. Dieses Hineinwachsen haben wir so-

wohl an horizontalen Schnitten und zwar an vollständigen Serienschnitten wie auch an Querschnitten studiert. Diese letzteren überzeugten uns, daß die Nervenstämme, die durch die Anwesenheit der fibrillären Substanz sehr leicht zu erkennen sind, in einer Serie von Querschnitten in jungen Stadien in mehr hinteren Schnitten nicht zu sehen sind, vielmehr erst in mehr vorderen Schnitten zum Vorschein kommen; aber da, wo sie hervortreten, sind sie in keinem Zusammenhange mit dem Hautepithel, sondern liegen schon tief unter der mehr lockeren Zellenschicht, die, nach unsern Untersuchungen nicht bloß aus den Ectodermzellen vielmehr auch schon aus Mesodermzellen besteht, wie wir es oben dargestellt und näher erörtert haben. Die Seitenstämme wachsen also in ein Gewebe hinein, das nicht rein ectodermal ist und zeigen keinen kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Hautepithel, wie dies im Gegenteil lange Zeit in der Gehirnanlage zu sehen ist. Diese einzige Tatsache spricht schon sehr gewichtig gegen die Annahme, daß sich die Nervenstämme in situ im Rumpfe als Ectodermverdickungen bilden möchten.

An Sagittalschnitten konnten wir mit aller Bestimmtheit das allmähliche Hineinwachsen der Seitenstämme konstatieren. Wir besitzen Präparate, in welchen die Seitenstämme nur bis zur Gegend des Schlundes reichen, dann solche, in welchen die hinteren Enden der Seitenstämme schon zu einem Drittel Länge des Darmes reichen, zur halben Länge desselben und endlich solche, in welchen die hinteren Enden der Seitenstämme bis zum Hinterende des Körpers gelangt sind. In allen diesen Präparaten war die Unabhängigkeit des Seitenstammes vom Epithel der Haut zu konstatieren. Wir werden diese Verhältnisse nur durch eine Abbildung illustrieren, die aber sehr lehrreich ist. Und zwar in Fig. 87 (Taf. VIII) sehen wir an einem Horizontalschnitte (Mikrophotographie), daß die hinteren Enden der Seitenstämme schon ziemlich weit hinter die Gegend, wo der Schlund sich befindet, reichen; wir sehen dabei sehr klar, daß die Seitenstämme durch ein helles lockeres Gewebe vom Epithel abgetrennt sind. Ein Vergleich mit allen andern Schnitten derselben Serie überzeugt uns, daß die Nervenstämme wirklich nur bis zu einer gewissen Gegend nach hinten reichen und daß das Bild nicht ein Resultat nur eines etwas schiefen Schnittes ist. In Fig. 90 reichen schon die beiden Nervenstämme bis zum Hinterende des Körpers. Wir könnten noch viele andre Horizontalschnitte und Querschnitte darstellen, um den Leser zu überzeugen, daß es sich hier wirklich um ein allmähliches Hineinwachsen der Nervenstämme und nicht um Bildung

derselben in situ aus dem Ectoderm des Rumpfes handelt. Wir halten es aber für überflüssig in Anbetracht dessen, daß Salensky auf diesen Punkt speziell und sehr detailliert seine Aufmerksamkeit gelenkt hat und daß in dieser Hinsicht kein Zweifel mehr vorhanden sein kann.

Nur auf einen Punkt möchten wir noch bei dieser Gelegenheit unsre Aufmerksamkeit lenken.

Bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte der Muskelschichten äußert sich Salensky (1912) folgendermaßen (S. 56): »Die Undeutlichkeit der Grenze zwischen dem somatischen Blatte und der Cutisschicht (beim *Pilidium*) bietet ein ernstliches Hindernis bei der Untersuchung der Entwicklung einiger Organe, z. B. der Muskeln dar. Wenn die Grenze zwischen den beiden Zellenlagen der Rumpfschicht so verwischt ist, kann man nicht immer vollkommen sicher sein, daß die Organe aus der oder jener Schicht entstehen. Um aus dieser schwierigen Lage sich herauszuhelfen, muß man Organe finden, welche als Orientierungspunkt bei der Untersuchung dienen können. Ein solches Organ stellt das Nervensystem dar, namentlich die Lateralnerven dar . . . Die Lateralnerven wachsen in die Cutisschicht der Rumpfscheiben hinein und kommen in den inneren Teil derselben dicht unter der Somatopleura zu liegen. Infolgedessen müssen alle Organe, die nach außen von den Lateralnerven erscheinen als Derivate der Cutisschicht, diejenigen, welche nach innen von derselben auftreten als Derivate der Somatopleura betrachtet werden.« Auf Grund eines solchen Standpunktes hält Salensky, wie schon oben bemerkt, die äußere Längsmuskelschicht, da sie außerhalb der Lateralnerven liegt, für ein Produkt der Cutisschicht, also für eine ectodermale Bildung — ein Standpunkt, welchen wir nicht teilen. Nach unsern Untersuchungen wächst nämlich der Seitenstamm (Lateralnerv) in das Gewebe des Rumpfes, welches keineswegs als rein ectodermal bezeichnet werden kann; im Gegenteil, dieses Gewebe, wie wir schon oben gezeigt haben, entsteht durch eine rege Vermehrung sowohl der Ectodermzellen, d. h. des Epithels der Rumpfkeimscheiben, wie auch der Zellen des Mesoderms, die in sehr jungen Stadien diesen Keimscheiben von innen anliegen und von Anfang an mehrere Schichten bilden.

Die Seitenstämme wachsen also keineswegs in das »Cutisgewebe«, sondern eher in das Gewebe der parietalen Mesodermschicht; die rein ectodermalen Elemente, d. h. die tiefe Schicht der Hautdrüsen und sehr wahrscheinlich auch die zarten äußeren circulären Muskelfaserchen, die in einer homogenen Basalschicht unterhalb des Hautepithels verlaufen, bilden nicht das ganze lockere Gewebe, in welches die Seiten-

stämme hineinwachsen, und wie wir schon oben dargelegt haben, haben wir keinen Grund zu behaupten, daß wirklich alles, was außenwärts der Nervenstämme liegt, ectodermalen Ursprunges sei, wie dies SALENSKY annimmt. Beim ausgewachsenen Tier (*Lineus ruber*) sehen wir (Fig. 74, Taf. VII), daß außenwärts von dem Seitenstamm nicht nur die äußere longitudinale Muskelfaserschicht (auch die zarte äußere circuläre) liegt, sondern auch sehr viele Bindegewebszellen und Parenchymzellen vorhanden sind und unter anderm — eine besondere Lage des Bindegewebes zwischen der tieferen Lage (s. oben) der äußeren longitudinalen Muskelfasern und der äußeren, d. h. kortikalen Substanz (Zellenlage) des Seitenstammes hervortritt, wie es in Fig. 74 klar zu sehen ist. Es ist a priori höchst unwahrscheinlich, daß alle diese muskulösen und bindegewebigen Bildungen Produkte des Ectoderms wären und unsre embryologischen Untersuchungen beweisen uns, daß dies bis jetzt wirklich nicht bewiesen worden ist und daß wir im Gegenteil diesen Bildungen viel eher einen mesodermalen Ursprung zuschreiben müssen. Von einem solchen Ursprunge wären also auch die bindegewebigen Hüllen des Nervensystems, die bei den Nemertinen so gut ausgeprägt sind.

XIII. Einige theoretische Erwägungen.

Unsre Beobachtungen führen uns zu folgenden Schlüssen von allgemeinem Interesse.

Zuerst möchten wir die Tatsache besonders betonen, daß zwischen der DESORschen Larve und dem *Pilidium* eine höchst auffallende Ähnlichkeit in den Verwandlungsprozessen hervortritt. Die gleiche Zahl von Keimscheiben, die gleiche Anordnung derselben, die im Prinzip gleiche Entwicklungsweise dieser Keimscheiben und zwar das Vorhandensein von Amnion und Amnionhöhle, die große und auffallende Ähnlichkeit im Verhalten der Dorsalkeimscheibe beim *Pilidium* und der DESORschen Larve (Delamination, sekundäre Amnionbildung), die ähnliche Art und Weise des Verwachsens und Zusammenfließens der Keimscheiben usw. Diese große und auffallende Ähnlichkeit in der Verwandlung der frei lebenden *Pilidium*-Larve und der in Eihüllen rotierenden DESORschen Larve ist sehr interessant und bildet einen Beweis dafür, daß in vielen Fällen zwischen der direkten und indirekten (d. h. mit freilebender Larve) Entwicklung nur sekundäre adaptive Differenzen vorhanden sein können. Die erwähnte Ähnlichkeit in der Verwandlung beider Larven ist besonders deshalb interessant, weil unter anderm die eine (*Pilidium*) bei *Lineus*

lacteus, die andre (DESORsche Larve) bei *L. ruber*, also bei zwei sehr nahestehenden und innig verwandten Formen auftreten. Beide sind littorale unter Steinen lebende Formen. Beide sind negativ phototrophisch usw.

Die Embryologie des *Lineus ruber* zeigt, daß wir auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen einerseits eine Verwandtschaft der Nemertinen mit den Turbellarien, anderseits mit den Anneliden annehmen müssen. Die Verwandtschaft mit den ersteren folgt u. a. aus dem Vorhandensein eines embryonalen, provisorischen Schlundes, der ganz zugrunde geht in dem Maße, als sich der sekundäre entwickelt, wie dies bei den Turbellarien bekanntlicherweise METSCHNIKOFF, HALLEZ (15), JIJIMA (21 bis), MATTISEN (29) und viele andre Forscher nachgewiesen, und was wir auch bei *L. ruber* gesehen haben. Auch die Ähnlichkeit mancher Larven, z. B. der Turbellarienlarve *Stylochopsis* mit dem *Pilidium*, spricht für die Verwandtschaft beider Tiergruppen, worauf schon SALENSKY die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Anderseits aber sprechen in hohem Maße für die Verwandtschaft der Nemertinen mit den Anneliden folgende embryologische Tatsachen: ein Spiralfurchungstypus, die Bildung des Mesoderms aus zwei Urmesoblasten, die der Mikromere 4 *d* ihren Ursprung verdanken. Eine weitere wichtige Tatsache, die auf die Verwandtschaft der Nemertinen mit den Anneliden hinweist, ist die, daß im Embryo der Nemertine eine ansehnliche Höhle, vom parietalen und visceralen Blatte des Mesoderms ausgekleidet, entsteht, die wir als eine sekundäre Leibeshöhle betrachten müssen. Dazu kommen noch andre wichtige Tatsachen: die neuesten Untersuchungen WOLTERECKS (58) über die *Trochophora*-Larve der Anneliden und besonders über die Entstehung des Polygordiusleibes aus der *Trochophora*-Larve (1902) haben uns viele hoch interessante Tatsachen geliefert, welche, unsrer Meinung nach, uns in vielen Hinsichten Analogien und Ähnlichkeiten mit denjenigen Verhältnissen beweisen, die über die Entwicklung der Nemertinen und zwar über die Verwandlungsgeschichte der *Pilidium*-Larve und der DESORschen Larve in den letzten Jahren bekannt geworden sind.

So wie bei den Nemertinen nur aus gewissen Teilen der Larvenhaut (primäres Ectoderm) sich Keimscheiben bilden, die zum Bau der neuen Körperwand dienen, während der ganze Rest der Larvenhaut als eine kontinuierliche zellige Schicht (Serosa) zugrunde geht[1], so geschieht es

[1] Die Serosa dient aber zum Schutze der Larve und als Reservoir für das flüssige Medium, in welchem die Larve schwimmt, was sehr wichtig ist in bezug auf die chemisch-physikalischen Prozesse (Osmose, Resorption usw.)

auch im Prinzip bei der *Trochophora* des *Polygordius*. »Die funktionierenden Hautzellen der Larven gehen zugrunde . . . und die ganze Haut (des Annelids) mit ihren Organen ist neu« (WOLTERECK). Den beiden bald miteinander verwachsenden Kopfkeimscheiben, die dem Kopfe des Nemertinenleibes den Anfang geben, entspricht das »Scheitelorgan« der *Trochophora*, welches den Kopf (das Prostomium) des Annelids bildet; den beiden Rumpfkeimscheiben, die ebenfalls miteinander zusammenfließen und den Rumpf des Nemertinenleibes bilden, entspricht das »Präanalorgan«, d. i. ein Wulst embryonaler Zellen um den After, der den Rumpf des Annelidenkörpers bildet. Dazu kommen noch die im *Trochophora*-Gewebe entstehenden »Verbindungsstücke« von Kopf und Rumpf (gewisse Muskeln und Nerven enthaltend); und wir wissen, daß auch bei den Nermertinenlarven ebenfalls noch manche embryonale Anlagen aus dem Larvenleibe entstehen, die zur Bildung des Wurmkörpers dienen. Dazu kommt noch, daß der Darm der *Trochophora*-Larve teils neu-, teils umgebildet wird, ähnlich wie bei den Nemertinenlarven. Es ist nun weiter sehr interessant, daß nach WOLTERECKS Untersuchungen »der Mund und Oesophagus in Analogie mit den (ebenfalls ectodermalen) Anlagen von Kopf und Rumpf einer völligen Neubildung von zwei seitlichen Keimstellen aus anheimfällt und seine alten Zellen verliert[1] . . . und das Mitteldarmepithel einerseits durch Formveränderung seiner Zellen anderseits durch diffuse Neubildung« einer Verwandlung in denjenigen des Annelids unterliegt. Was für eine auffallende Analogie zu denjenigen Verhältnissen, welche wir bei der DESORschen Larve beschrieben haben, wo ebenfalls der ectodermale larvale Oesophagus von zwei seitlichen Keimstellen aus (den rinnenartigen Anlagen) einer völligen Neubildung anheimfällt und seine alten Zellen, die vollkommen resorbiert werden, verliert! Und auch im Mitteldarmepithel der Larve des *Lineus ruber* haben wir tiefgreifende Umbildungen, die auf Veränderung der Form der Zellen und Neubildung beruhen, beim gleichzeitigen Zugrundegehen (Resorption) zahlreicher alter Elemente. Aber wir können noch weiter gehen! Diejenigen, welche keine nahe Verwandtschaft zwischen den Nemertinen und Anneliden annehmen wollen, möchten vielleicht als einen Gegenbeweis dieser Verwandtschaft die Tatsache anführen, daß zwar das Mesoderm der Nemertinen aus den zwei Urmesoblasten den Anfang nimmt, diese letzteren aber, wie wir es bei *Lineus ruber* fanden, keine

[1] Gesperrt von uns.

typischen »Mesodermstreifen« und »kästchenartig« aufgereihten Somiten bilden. Aber wir erfahren aus WOLTERECKS Untersuchungen daß »in der Rumpfanlage der Nordseelarve (*Polygordius*) suchen wir vergeblich nach den bandförmigen Mesodermstreifen, wie wir sie bei Annelidenlarven und zumal auch bei der bekannten LOVÉNschen Larve zu finden gewöhnt sind, mit ihren Teloblasten und ihren kästchenartig aufgereihten Somiten. Statt dessen finden wir jederseits . . . eine kompakte Masse embryonaler Zellen . . . Aus dieser embryonalen Zellmasse werden nun schon während des Larvenlebens alle die Organe gebildet, die wir als mesodermal oder mesoblastisch zu bezeichnen pflegen«. Zu diesen Organen gehören nach WOLTERECK alle Muskeln, Splanchnopleura, Dissepimenta, Blutgefäße und Nephridien (also ebenfalls wie bei *L. ruber* nach unsern Untersuchungen). Die Gonaden werden erst später in Anneliden differenziert, also ebenfalls wie bei den Nemertinen, bei welchen sie auch erst nachträglich beim reifenden Wurme zum Vorschein kommen (aus dem Bindegewebe des Körpers nach unsern Untersuchungen, die wir bei einer andern Gelegenheit gemacht haben und die anderswo zur Veröffentlichung gelangen werden).

Endlich noch eine sehr auffallende und interessante Analogie. Die larvalen Organe der *Trochophora* (*Polygordius*) werden teils abgeworfen, teils aber resorbiert und diese »Resorption . . . spielt eine allerdings kleinere Rolle, die aber nicht zu unterschätzen ist« (WOLTERECK). Und besonders interessant ist für uns die Tatsache, daß auch Teile der larvalen Haut (Teile der »Hemisphären«, der »Troche« und des »Intertrochalsaumes«) häufig nicht abgeworfen werden, sondern beim Verschmelzen der Ränder der Kopfanlage und Rumpfanlage »eingeklemmt«, »in das Blastocöl hineindringen und hier mitsamt einigen andern larvalen Organen einer Resorption anheimfallen«. In den Fig. 6, 7, 8 der Arbeit von WOLTERECK sind diese Verhältnisse sehr schön dargestellt. Und nun erinnern wir uns, daß auch die larvale Haut bei der DESORschen Larve zwischen den Rändern der Kopf- und Rumpfanlage (vgl. die Fig. 79, 81, 82) und an manchen andern Stellen (zwischen der Rückenanlage und Kopfanlage) in die Leibeshöhle der Larve hineindringt und hier einer Resorption unterliegt.

Eine besonders interessante Frage von großem theoretischem Werte ist diejenige, wie sich die Embryologie des *Lineus ruber* zu seiner Regenerationsgeschichte verhält? Ist die Regeneration des *Lineus ruber* eine »Embryomorphose« (J. NUSBAUM), d. h. ob sie nach denselben Regeln verläuft, wie die embryonale Entwicklung, oder ganz anders; und im letzteren Falle, in wie weit sie von der ersteren abweicht und

sich auf Grund von embryologischen Tatsachen theoretisch erklären läßt? Wir schreiben einen besonderen Wert diesen Betrachtungen zu, da wir in unserem Falle eine bis jetzt in der wissenschaftlichen Forschung fast einzeln stehende Tatsache antreffen, daß bei einem und demselben Tierspecies dieselben Forscher sowohl den ganzen Verlauf der embryonalen Entwicklung, wie auch den ganzen Verlauf der Regeneration, histogenetisch wo möglich gründlich erforscht, aus eignen Untersuchungen kennen gelernt haben und somit imstande wären wirklich kritisch diese interessanten gegenseitigen Verhältnisse zu ergründen.

In einer Reihe von Publikationen haben wir (36—43, 48—50) die verschiedenen Fälle der Restitution bei *L. ruber* (auch bei der verwandten Species *L. lacteus*) beschrieben und nun betrachten wir, wie sich dieselben zur Embryologie dieser Species verhalten? Wir haben unter anderm nachgewiesen, daß von beiden Formen des *Lineus ruber*, die wir als schmale und breite Form unterschieden haben, die eine, d. h. die schmale Form, in größerem Maße regenerationsfähig ist als die andre, die breite. Die schmale kann in eine sehr große Anzahl von winzig kleinen, halbmillimeterlangen Fragmenten quer durchschnitten werden und diese Fragmente können sogar noch längs in zwei Hälften zerschnitten werden, und alle diese Fragmente regenerieren schnell vollkommen. Solche winzig kleine Körperfragmente, die, wenn sie in der Ruhe und in Dunkelheit liegen, sich sehr oft sogar mit einer Cyste umhüllen, sich abrunden und nach einer Reihe von Veränderungen sich in ein sehr kleines, aber vollkommenes Tierchen, etwa wie in eine Miniatur des fertigen Organismus verwandeln, erinnern in manchen Hinsichten an einen Embryo oder an eine Larve. Für den Vergleich mit den embryonalen Prozessen sind für uns freilich von Wichtigkeit nur die histogenetischen Erscheinungen und am wichtigsten ist die Frage, ob die verschiedenen Umbildungen und Metaplasien der Gewebe, die wir in einem solchen Regenerate finden, den embryonalen Prozessen entsprechen, ob sie überhaupt in den Grenzen der embryonalen Möglichkeiten zustande kommen, mit andern Worten, ob sie homogenetisch oder heterogenetisch (J. Nusbaum) verlaufen? Zum größten Teil entstehen die neuen Gewebe des Regenerates aus den gleichnamigen Geweben des alten Körperteils, also homogenetisch; z. B. das neue Bindegewebe und Parenchym aus den alten, die Seitenstränge wachsen in das Regenerat von den alten Teilen her usw. Besonders wichtig ist die Tatsache, daß (in den kopflosen Fragmenten) das Gehirn, wie beim Embryo, aus dem neugebildeten Hautepithel (Ectoderm) den

Ursprung nimmt, die Muskelschichten aber nicht aus dem neugebildeten Hautepithel, sondern immer aus genetisch mesodermalen Elementen zur Regeneration gelangen, wobei auch die äußeren longitudinalen Muskelfasern in dieser Hinsicht keine Ausnahme bilden! Vom größten Interesse ist aber die Tatsache, daß bei Fragmenten, die des ganzen alten Darmes künstlich beraubt worden sind, der neue Darm sich aus der Wand des alten Rhynchocöloms oder aus dem Parenchym des Körpers (aus den sich drinnen differenzierenden Wanderzellen) bei *L. ruber*, ausschließlich aber aus den Parenchymzellen und Bindegewebszellen (die sich ebenfalls in Wanderzellen verwandeln) bei *L. lacteus* nach unsern sehr detaillierten Untersuchungen entsteht. Die Tatsache, daß der neue Darm, daß das typische Darmepithel aus Wanderzellen mesodermalen Ursprunges entstehen kann, ist ohne Zweifel höchst interessant. Manche Forscher, wie BRASCHET (4), haben aus diesen unsern Untersuchungen den Schluß gezogen, daß unsre Beobachtungen zum Umstürzen der Keimblätterlehre führen möchten. BRASCHET bemüht sich zu beweisen, daß trotzdem, daß aus denselben folgt, daß eine entodermale Bildung aus einer mesodermalen den Anfang nehmen kann, dies keineswegs die Keimblätterlehre umzustürzen vermag. Diese Auseinandersetzungen von BRASCHET waren für uns sehr überraschend, da der Leser der BRASCHETschen Arbeit sich leicht einen ganz falschen Begriff machen könnte, daß wir selbst Gegner der Keimblätterlehre seien und das BRASCHET diese Lehre gegen uns in Schutz genommen hat. Wir selbst sind aber nirgends gegen die Keimblätterlehre aufgetreten und einer von uns (34) hat auch in einer Schrift von allgemein biologischem Inhalte, wo die Frage der Gewebsmetaplasie im Tierreich erörtert wurde, die Keimblätterlehre nicht angefochten, und auch in vielen andern Schriften, z. B. über die Keimblätterbildung der Insekten (35, 44, 45, 46) zu beweisen sich bemüht hat, daß sogar in dieser Tiergruppe, trotzdem daß hier HEYMONS die Unhaltbarkeit der Keimblätterlehre nachzuweisen suchte, diese Lehre vollkommen ihre Rechte behält.

Wir sind nämlich der Meinung, worin wir mit HEIDER und KORSCHELT vollkommen im Einklange sind, daß der neue erweiterte Begriff der Keimblätter als embryonaler Primitivorgane, die immer nur gewisse, bestimmte Anlagen in sich enthalten und bestimmte Gewebe und Organe bilden, sich auf diejenigen Entwicklungsvorgänge bezieht, die unter ganz normalen Bedingungen vor sich gehen. Die Keimblätter, ebenso wie die Blastomeren haben eine gewisse, streng bestimmte prospektive Bedeutung, wie sich DRIESCH ausdrückt. Aber

dem ungeachtet können Blastomeren, Keimblätter und ihre Produkte eine verschiedenartige prospektive Potenz (DRIESCH) aufweisen, die nur unter besonderen Bedingungen, unter dem Einflusse gewisser innerer (Aufhebung gewisser innerer Korrelationen) oder äußerer (Trauma, Operationsreiz, direkter Einfluß des neuen Mediums usw.) Reize zu Geltung kommt und ausgelöst wird. Wenn wir von einem solchen Standpunkte ausgehen, so können wir sagen, daß die Tatsache, daß die mesodermalen Gewebe des Nemertinenkörpers eine prospektive Potenz besitzen, manche andre Gewebsarten produzieren zu können, keineswegs im Gegensatze zur Keimblätterlehre in dem neuen erweiterten Sinne steht.

Da aus dem Parenchymgewebe des fertigen Wurmes verschiedene Gewebe, wie das Epithel des Darmes, Muskelfasern (und zwar die sich neubildenden Muskelfasern an der Stelle derjenigen, die bei der Regeheration der darmlosen Kopffragmente in großem Maße zu grunde genen), phagocytotisch sich ernährende Wanderzellen, während der Restitutionsprozesse hervorgehen können, so ist besonders wichtig, die morphologische Zusammensetzung des Parenchyms genetisch zu analysieren. Wir haben gesehen, daß das Parenchym und das Bindegewebe des *Lineus*: 1) aus den zwei Urmesoblasten, die der Genese nach dem primären Entoderm angehören (viertes Quartett der Micromeren, Lage am vegetativen Pol) und 2) aus vielen sekundär aus dem eingestülpten Entoderm austretenden Zellen (Mesenchymzellen) ihren Anfang nehmen. Außerdem dringen auch in späteren Entwicklungsstadien Ectodermzellen aus den Rumpfkeimscheiben tiefer unter das Hautepithel in den Leib hinein, um hier sehr wahrscheinlich eine bindegewebige basale Schicht mit den circulären Muskelfaserchen zu bilden; ob sie auch andre Elemente der sogenannten Cutisschicht (BÜRGER) bilden, ist noch, nach unsern Beobachtungen, sehr fraglich und unwahrscheinlich. Sei wie es sei, verdanken das Bindegewebe und das Parenchym dem Mesoderm ihre Genese, welches mit dem primären Entoderm seinerseits im genetischen Zusammenhange bleibt und außerdem vielleicht auch teilweise mit dem sekundären Ectoderm in einem solchen Zusammenhange ist. Im Bindegewebe und im Parenchym des *Lineus*-Leibes können also verschiedenartige prospektive Potenzen schlummern, die sich beim normalen Verlaufe der Entwicklung nicht auslösen, die aber während der Restitution infolge von besonderen Reizen ausgelöst werden und hier das Epithel des sich neubildenden Darmes, dort Muskelfasern bilden. Das Körperparen-

chym und das Bindegewebe des *Lineus*-Körpers ist also fast totipotent, da wir in Erwägung ziehen müssen, daß auch die Geschlechtsdrüsen und Geschlechtszellen, deren Spuren bei schon ausgeschlüpften und kriechenden Würmchen nicht zu sehen sind, sich erst viel später, beim geschlechtsreifenden Organismus infolge von lokalen Differenzierungen des Bindegewebes und des Parenchyms zum Vorschein kommen.

Wir können uns vorstellen, daß während alle andern Zellen des *Lineus*-Embryos während der embryonalen und postembryonalen (Wachstums-) Periode sich so vollständig erbungleich teilen, daß in die verschiedenen Zellengruppen nur gewisse, genau bestimmte Anlagen eintreten, unterliegen die Zellen des primären Entoderms, die sich zu Mesodermelementen differenzieren, einer nur unvollständigen erbungleichen Teilung, vielmehr aber in hohem Grade erbgleich sich teilen, weshalb sie viele primitive Anlagen, verschiedene prospektive oder, wie wir sie nennen möchten, entwicklungsmechanische Potenzen in sich behalten, um bei entsprechenden Bedingungen, unter gewissen Reizen, dieselben auszulösen.

Was die Ähnlichkeit mancher embryonalen und regenerativen Erscheinungen anbelangt, so möchten wir noch folgendes bemerken: 1) Bei der embryonalen Entwicklung entsteht das Nervensystem immer aus dem Ectoderm, bei den Restitutionsprozessen, insofern es sich nicht aus den alten Teilen des Nervensystems weiterbildet, entsteht es durch Proliferation des neugebildeten Hautepithels, also ebenfalls aus ectodermalem Materiale; 2) bei der Bildung des Mitteldarms während der Ontogenese haben wir eine Verwandlung eines primitiven Materials in ein sekundäres, in ein definitives Epithel, wobei zahlreiche Zellelemente zugrunde gehen und einer tiefen Verarbeitung und Resorption unterliegen. Ähnliches haben wir beobachtet bei der Restitution des Darmes aus den Wanderzellen, wo ebenfalls zahlreiche Zellelemente zugrunde gehen, viele andre einer tiefen Verarbeitung unterliegen und seitens des sich herausbildenden Darmepithels einer Resorption anheimfallen. Bei der Restitution treten Erscheinungen einer zweifachen oder mehrfachen Phagocytosis (Diphagocytosis, Polyphagocytosis), auf, da die Wanderzellen verschiedene zugrunde gehende Gewebe in sich aufnehmen und verdauen und dann selbst einem Zerfalle unterliegen und von andern mehr peripherisch liegenden Zellen resorbiert werden, bis endlich die am meisten peripherisch gelagerten Zellen der ganzen Anhäufung in das definitive Epithel übergehen. Solche höchst tiefgreifende Verwandlungen erscheinen jedoch bei der Ontogenese nicht; aber es ist sehr interessant, daß in dem ontogene-

tischen Prozesse doch manche Erscheinungen zum Vorschein kommen, die an die komplizierten Verwandlungen bei der Restitution lebhaft erinnern (der fast kompakte, vorübergehende Bau des Darmes, das Zugrundegehen zahlreicher Zellen, Vacuolisation, das Erscheinen des definitiven Epithels an der Peripherie der fast kompakten Masse und starke Resorptionserscheinungen).

XIV. Kurze Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

1) Das Kernkörperchen der wachsenden Ovocyten besteht aus einem basiphilen und oxyphilen Bestandteile; der Kern der Ovocyten wächst sehr rasch, wird ganz polständig und noch bevor das erste Polkörperchen ausgestoßen wird unterliegt er einer kolossalen Größenabnahme.

2) Im Stadium der Bildung des ersten Polkörperchens finden wir im Ei 32 Chromatinkörner und zwar so verteilt, daß sie acht Gruppen, jede aus vier Chromatinelementen bestehend (acht Vierergruppen) bilden.

3) Nach der Bildung des zweiten Polkörperchens enthält der weibliche Vorkern acht Chromosomen. Der Segmentationskern enthält deren 16.

4) Die Eier werden in Schnüren oder Klumpen — Eikokone — abgelegt; die äußere Hülle des Eikokons besteht aus einer schichtenweise von den Hautdrüsen secernierten serösen und mukösen Substanz. Unter dieser Hülle befindet sich eine weichere schleimige Substanz, in welcher die Eierkölbchen (Eierfläschchen) mit ein bis acht Eiern (am meisten drei bis sechs) eingebettet liegen.

5) Die Kölbchen sind Produkte, etwa wie Abgüsse, der Gonadensäckchen und deren Ausstülpungen. Zwischen den einzelnen Eiern eines Kölbchens befinden sich schleimige Septen, die die Eier voneinander abgrenzen und bei deren schwacher Entwicklung oder gänzlichem Fehlen es zum Zusammenfließen der benachbarten Eier kommt.

6) Bei der Entwicklung der Eier in den Gonaden und einer starken Vergrößerung dieser letzteren kommt es zu einer teilweisen Involution mancher umgebenden Gewebe des Körpers, z. B. des Darmepithels.

7) Die Eifurchung ist total und inäqual, verläuft nach einem Spiraltypus und unterliegt nicht geringen individuellen Schwankungen.

8) Schon die erste meridionale Furche teilt mitunter das Ei in zwei nicht ganz gleiche Blastomeren.

9) Die zweite meridionale Furche ist zum größten Teil, aber nicht immer, eine Brechfurche.

10) Im Stadium von zwei und vier Blastomeren ist eine nicht unbedeutende Variabilität in der Furchung und in gegenseitigem Verhalten der Blastomeren zu beobachten.

11) Das Achterzellenstadium entsteht infolge einer dexiotropen Teilung aller vier Blastomeren. Die vier ersten Mikromeren stellen das erste Micromerenquartett dar.

12) Nach dem achtzelligen Stadium folgt gewöhnlich das zehnzellige und zwar durch die leiotrope Teilung der Zellen 1*c* und 1*d* des ersten Micromerenquartetts.

13) Das Zwölfzellenstadium kommt zustande infolge der leiotropen Teilung der Zellen 1*a* und 1*b* des ersten Micromerenquartetts.

14) In der Furchung des Eies finden wir eine Tendenz zur Bildung von Zellenrosetten, je aus acht Zellen bestehend, und zwar infolgedessen, daß die Zellteilungen zwar dexio- oder leitrop, aber dabei auch fast horizontal verlaufen.

15) Das 16-Zellenstadium entsteht durch die Bildung des zweiten Micromerenquartetts infolge einer leiotropen Teilung der vier Macromeren, und das 24-Zellenstadium durch die dexiotrope Teilung der vier Micromeren des zweiten Quartetts und durch die Bildung von vier Zellen des dritten Quartetts infolge einer dexiotropen Teilung der Macromeren.

16) Das 32-Zellenstadium bildet sich durch eine gleichzeitige leiotrope Teilung der vier Micromeren des dritten Quartetts und der vier Macromeren, welche das vierte Micromerenquartett liefern. Das 64-Zellenstadium entsteht infolge der Teilung aller Zellen des vorhergehenden Stadiums.

17) Die Zelle 1*d* ist die Urmesoblastzelle und teilt sich bald in zwei Zellen (Telomesoblasten).

18) Im Blastulastadium kommt es zu einer vorübergehenden Abflachung des Embryos an der Dorsalseite.

19) Bei der Gastrulabildung kommt es zuerst zu einer charakteristischen Abplattung des Embryos in dorso-ventraler Richtung.

20) Die Blastoporusöffnung schließt sich unvollkommen und an derjenigen Stelle, wo diese Schließung sich vollzieht, kommt eine sekundäre Ectodermeinstülpung — embryonaler Schlund — zum Vorschein.

21) Das Mesoderm bildet sich nicht nur als Produkt der zwei Urmesoblasten, sondern auch als Produkt vieler, vom primären Entoderm sich abtrennenden Zellen (Mesenchym), welche sich mit den Teilungs-

produkten der Urmesoblasten vermischen, lockere Zellenanhäufungen bildend.

22) Das Mesoderm differenziert sich in eine splanchnische und parietale Schicht; die Höhle zwischen diesen Schichten entspricht dem Cölom.

23) Bei der Desorschen Larve unterscheiden wir ein Paar präoraler oder Kopfkeimscheiben, ein Paar postoraler oder Rumpfkeimscheiben, eine Rückenkeimscheibe, ein Paar Cerebralscheiben (Anlagen der Cerebralorgane) und eine Rüsselscheibe. In den prä- und postoralen Scheiben kommt es zur Bildung eines Amnions und einer Amnionhöhle, die Rückenkeimscheibe bildet sich durch eine Delamination, aber auch in ihr erscheint nachträglich eine Amnionhöhle und ein Amnion (ähnlich wie beim *Pilidium* nach Salensky).

24) Die gegenseitige Verbindung und das Zusammenfließen der Keimscheiben vollzieht sich folgendermaßen:

Es verbinden sich zuerst die beiden Kopfkeimscheiben und zwar vermittels der Rüsselscheibe und dann miteinander, fast gleichzeitig verschmelzen die beiden Rumpfscheiben und zwar wie die ersteren in der Richtung distal-proximal; die beiden Cerebralscheiben verbinden sich mit den Rumpfscheiben und erst dann erfolgt die Verbindung und Verschmelzung der beiden Kopfscheiben mit den Rumpfscheiben; die Rückenscheibe verschmilzt zuerst mit den Rumpfscheiben und erst viel später erfolgt die Verbindung der ersteren mit den Kopfscheiben.

25) Eine nicht geringe Anzahl von Zellen des primären Ectoderms (Serosa), die dotterreich sind, dringen durch Schlitze und Öffnungen zwischen den noch nicht zusammengewachsenen Keimscheiben in den Embryoleib, um hier zugrunde zu gehen und einer Resorption zu unterliegen.

26) Bei der Bildung des Darmes müssen wir einen ectodermalen und entodermalen Abschnitt unterscheiden. Nämlich nach der erfolgten Einstülpung und Schließung des Blastoporus kommt es nicht zur Trennung des Entoderms vom Ectoderm, sondern die beiden Blätter (unvollständiger Blastoporverschluß) bleiben hier im innigen Zusammenhange haften und in diesem Punkte erfolgt eine Nacheinstülpung des Ectoderms, die zur Bildung eines embryonalen Schlundes führt, während die verschlossene Blastoporstelle nach innen an der Grenze zwischen Schlund und Darm verdrängt wird, wo erst später eine Öffnung und eine Kommunikation zwischen beiden Darmabschnitten erscheint.

27) Aus dem embryonalen, aus großen, dotterreichen, erytrophilen Zellen bestehenden Schlunde entsteht der definitive Schlund auf die Weise, daß seitlich, oberhalb der Mundöffnung in der Schlundwand zwei rinnenartige Anlagen aus hohen cylindrischen cyanophilen Zellen sich differenzieren, die gegeneinander und dorsalwärts wachsen und das primäre Zellenmaterial verdrängen und resorbieren.

28) Aus dem embryonalen, aus großen, dotterreichen erythrophilen Zellen bestehenden Darme entsteht der definitive Darm, indem zahlreiche cyanophile, hohe, cylindrische Zellengruppen sich in der primären Darmwand differenzieren, die allmählich miteinander verwachsen, das dotterreiche Material resorbieren und eine kontinuierliche Epithelschicht bilden.

29) Die Differenzierung des Darmes in den Mitteldarm und Hinterdarm und die Bildung des Afters infolge des Verwachsens der entodermalen Darmwand mit dem Ectoderm am hinteren Körperende und des Durchbruches einer Analöffnung erfolgt verhältnismäßig sehr spät, schon bei einem kriechenden Würmchen.

30) Die Schlundwand bildet paarige sackförmige seitliche Ausstülpungen, die nur provisorisch sind, ebenso wie eine mediane Falte an der Vorderwand des Schlundes. Die Ausstülpungen haben nichts mit der Nephridienanlage zu tun.

31) Die Nephridien entwickeln sich höchst wahrscheinlich aus besonderen Mesodermzellenanhäufungen, die paarig zwischen Schlund, Cerebralorganen und Rhynchocölwand erscheinen und einem Paare von Kanälchen den Anfang geben, die nach hinten wachsen.

32) Die Leibeshöhle tritt als eine vorn paarige, hinten unpaarige, geräumige Kopfhöhle, die zuerst vom primären, dotterreichen von außen her eingewanderten Zellmateriale ausgefüllt ist, das aber bald einer vollständigen Resorption unterliegt; im Rumpfe wird die embryonale vom parietalen und visceralen Blatte des Mesoderms ausgekleidete Leibeshöhle sehr bald durch die sich entwickelnden Parenchym- und Muskelelemente verdrängt. Endlich bildet sich eine sehr geräumige Rhynchocölhöhle infolge dessen, daß das die Anlage des Rüssels früh bedeckende Mesoderm sich in zwei Schichten — eine innere und äußere — spaltet, zwischen welchen die Rhynchocölhöhle entsteht. Alle diese Höhlen halten wir für Derivate des Cöloms.

33) Die Blutgefäße entwickeln sich auf zweifachem Wege: die geräumigen Seitengefäße stellen direkte Verlängerungen der embryonalen, sehr früh erscheinenden Kopfhöhlen (Cölom) dar, andre Gefäße,

besonders das Rückengefäß, müssen als Residua der Spalten im Mesenchym, also als Blastocölprodukte aufgefaßt werden.

34) Die »Cutisschicht« ist nicht eine ausschließlich ectodermale Bildung, wie unsre Vorgänger angenommen haben; vielmehr dringen in die Zellenanlage, die als Cutisschichtanlage gedeutet wird, sehr zahlreiche Mesodermzellen hinein, weshalb es höchst wahrscheinlich ist, daß die äußere longitudinale Muskelfaserschicht ebenfalls, wie die circuläre und innere longitudinale, mesodermalen Ursprunges ist. Aus der »Cutisschichtanlage«, also aus Ectoderm der Rumpfkeimscheiben entsteht die tiefe Schicht der Hautdrüsen und eine direkt unter dem Epithel sich befindende dünne basale Schicht mit feinen circulären Muskelfaserchen.

35) Das Nervensystem entwickelt sich als eine einheitliche Anlage aus dem Ectoderm der Kopfkeimscheiben, indem diese Anlagen im Kopfe sich in die dorsalen und ventralen Ganglien samt Commissuren differenzieren und in den Rumpf allmählich hineinwachsen, die Seitenstämme bildend (mit SALENSKY, gegen BÜRGER).

36) Die embryologischen Untersuchungen sprechen in hohem Maße dafür, daß die Nemertinen in sehr vielen Hinsichten mit den Anneliden verwandt sind (Entwicklung des Mesoderms aus den zwei Urmesoblasten, Produkten der 4*d*-Zelle, sehr viele Analogien im Verhalten der Nemertinenlarven und mancher *Trochophora*-Larven).

37) Die sehr große entwicklungsmechanisch-metaplastische Potenz der Gewebe des fertigen Nemertinenleibes spricht keineswegs gegen die Keimblätterlehre.

Lemberg u. Monaco, im Juni 1913.

Literatur.

1. J. ARNOLD, Zur Entwicklungsgeschichte des Lineus gesserensis O. F. Müller (russisch). Travaux de la Société Impér. des Naturalistes de St. Pétersbourg. Nr. 9. 1899.
2. J. BARROIS, Mémoire sur l'Embryologie des Némertes. Paris, G. MASSON Editeur. 1877. (Auch Ann. Sc. Nat. Sér. 6. T. VI. 1877.)
3. P. J. VAN BENEDEN, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mémoires de l'Acad. de Bruxelles. T. XXXII. 1861.
4. A. BRASCHET, L'ontogénèse et le déterminisme évolutif des feuillets embryonnaires. Archives Sociologiques Bulletin. Nr. 24. 1913.
5. O. BÜRGER, Studien zur Revision der Entwicklungsgesch. d. Nemertinen. Bericht d. Naturforsch. Gesellsch. in Freiburg in Br. Bd. VIII. 1894.

6. O. Bürger, Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 28. Monographie. Berlin 1895.
7. W. Busch, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seetiere. 1851.
8. O. Bütschli, Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidiums. Arch. f. Naturgeschichte. 1873.
9. E. Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung wirbelloser Tiere. 1863.
10. R. Coe, Development of the Pilidium of certain Nemerteans. Transact. of Connecticut Academy. Vol. X. 1899.
11. E. Desor, On the Embryology of Nemertes et cet. Boston Journ. Nat. H. Vol. IV 1850.
12. — Embryologie von Nemertes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848.
13. G. Dieck, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. VIII. 1874
13 bis. M. Fernandez, Zur mikr. Anatomie des Blutgefäßsyst. d. Tunikaten usw. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXII. 1904.
14. C. Gegenbaur, Bemerkungen über Pilidium gyrans usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1854.
15. L. Hallez, Contrib. à l'histoire natur. des Turbellaires. Lille 1879.
16. M. Heidenhain, Plasma u. Zelle. I. Abt. Jena 1907.
17. C. K. Hoffmann, Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. I. Zur Entw. von Tetrastemma varicolor. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. 1877.
18. A. A. W. Hubrecht, Aanteekeningen over de anatomie, histol. en oontwikkel. von eenige Nemertinen. Inaug. Dissert. Utrecht 1874.
19. — Proeve eener Ontwickkelingsgeschiedenis van Lineus obscurus Barrois. Utrecht. J. W. Leeflang. 1885.
20. — Contributions to the Embryology of the Nemertes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.
21. — Zur Embryol. d. Nemertinen. Zool. Anzeiger. 8. Jahrg. 1885.
21 bis. Isao. Jijima, Unters. üb. Bau u. d. Entwickl. der Süßwasser-Dendrocoelen. Leipzig 1884.
22. W. Keferstein, Untersuch. über niedere Seetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1862.
23. E. Korschelt und K. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsg. der wirbellosen Tiere. Neue Auflage.
24. A. Krohn, Über Pilidium u. Actinotrocha. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1858.
25. J. Lebedinsky, Beobachtungen über die Entwickl. der Nemertinen. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XLIX. 1897.
26. Leuckart und Pagenstecher, Untersuch. über niedere Seetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1858.
27. W. C. Mac-Intosh, A Monograph of the British Annelids. Part I. The Nemerteens. Roy. Society. London. 1873—1874.
28. A. F. Marion, Recherches sur les animaux inférieurs du golfe de Marseille. Ann. Sc. Nat. T. I. 1874.

29. E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXXVII. 1904.
30. El. Metschnikoff, Studien über die Entw. der Echinodermen u. Nemertinen. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. T. XIV. 1870.
31. — Vergleichend embryol. Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. 1882 (Embryol. von Lineus lacteus).
31 bis. — Die Embryol. von Planaria polychroa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
32. — H. Th. Montgomery, On the connective Tissues and Body cavities of the Nemerteens. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. X. 1887.
33. — Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphology. Vol. XV. 1898.
34. J. Nusbaum, Die entwicklungsmechanisch-metaplastischen Potenzen der tierischen Gewebe. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben v. W. Roux. Leipzig 1912.
35. — O pojeciu wtòrnej potencyi prospektywnej homogenetycznej i heterogenetycznej usw. In »Festschrift zur Feier des 250jährigen Jubiläum. d. Gründ. der Lemberger Universität d. d. König Jan Casimir«. 1912. Lemberg (polnisch).
36. J. Nusbaum u. M. Oxner, Studien über die Regeneration der Nemertinen. Regen. des Lineus ruber. Teil I—III. Archiv f. Entwickl.-Mech. d. Organismen. Bd. XXX. 1910.
37. — Die Entstehung des ganzen Darmkanals aus Wanderzellen mesodermalen Ursprunges bei der Restitution von Lineus lacteus. Zoolog. Anzeiger. 1911.
38. — Weitere Studien über die Regeneration der Nemertinen. Regen. des Lineus ruber. Teil IV—V. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XXXII. 1911.
39. — Über die Encystierung regenerierender Nemertinen. Biol. Centralblatt. 1910.
40. — Studien über die Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. I. Teil. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. XXXIV. 1912.
41. — Die Diovogonie, d. h. die Entstehung eines Embryos aus zwei Eiern bei Lineus ruber. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. 1913.
42. — Zur Regeneration der Nemertinen. Verhandl. d. VIII. Internat. Zoologenkongresses in Graz. 1912.
43. — Fortgesetzte Studien über die Regeneration der Nemertinen. II. Regener. des Lineus lacteus. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XXXV. 1912.
44. Nusbaum und Fulinski, Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.
45. — Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia germanica Zool. Anz. 1906.
46. J. Nusbaum, Die Entwicklungsgeschichte des Tierreichs. II. Band. Allgemeine Embryologie. Warschau. 1913 (polnisch).

47. A. C. Oudemans, The circulatory and Nephridial Apparatus of the Nemertea. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. XXV. 1885.
48. M. Oxner, Etudes sur la régéner. chez les Némertiens. Annales de l'Instit. Oceanogr. Monaco. T. I. F. 8. 1910.
49. — Analyse biolog. du phénomène de la régéner. chez Lineus ruber. et L. lacteus. C. R. Acad. Sc. Paris. Juin. 1910.
50. — Contribution à l'analyse biolog. du phenomène de la régéner. chez les Némertiens. Bullet. Instit. Océanogr. Monaco. Nr. 236. 1912.
51. W. Salensky, Über die embryon. Entwickl. des Prosorochmus viviparus (Monopora vivipara). Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersbourg 1909.
52. — Recherches sur le développement du Monopora vivipara (Borlasia vivipara). Archiv. Biolog. T. V. 1884.
53. — Bau und Metamorphose des Pilidiums. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.
54. — Morphogenetische Studien an Würmern. II. B. Über die Morphogenese der Nemertinen. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. Vol. XXX. Nr. 10. (Classe physico-mathématique). 1912.
55. Max S. Schultze, Zoologische Skizzen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853.
56. E. B. Wilson, Experiments on cleavage and localisation in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. XVI. 1903.
57. B. Ch. Wilson, The habits and early development of Cerebratulus lacteus. Quart. Journ. Micr. Sciences (2.) Vol. XLIII. 1900.
58. Woltereck, Trochophora-studien. I. Zoologica. Hft. 34. 1912.
59. Yatsu, N., Experiments on the development of egg fragments in Cerebratulus. Biolog. Bullet. Woods Holl. Vol. VI. 1904.
60. — An experiment on the localisation problem in the egg of Cerebratulus. Science (2). Vol. XXV. 1907.
61. Ch. Zeleny, Experiments on the localisation of developmental factors in the Nemertine egg. Journ. of Experim. Zool. Baltimore. Vol. I. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Lineus ruber* und sind mittels Zeichnungsprisma von C. Zeiss ausgeführt, Taf. VIII enthält Mikrophotogramme.

Tafel I.

Fig. 1. Drei Ovocyten aus dem Ovarium eines geschlechtsreifen Tieres. Oc. 2. S. hom. Imm. 1/12 Zeiss.

Fig. 2—7. Veränderungen im Kern vor der Bildung des ersten Richtungskörperchens. Oc. 2. S. hom. Imm. 1/12 Zeiss.

Fig. 8—13. Bildung der Richtungskörperchen und Befruchtung. Oc. 2. S. hom. Imm. 1/12 Zeiss; Fig. 10. Oc. 8. S. hom. Imm. 1/12 Zeiss.

Fig 15. Zweizellenstadium. Oc. 8. S. 16 mm. Zeiss.

Tafel II.

Fig. 14. Zweizellenstadium. Oc. 8. S. 16 mm. Zeiss.

Fig. 16—20. Vierzellenstadium. Oc. 8. S. 16 mm. Zeiss.

Fig. 21. Ein Horizontalschnitt durch alle vier Blastomeren des Vierzellenstadiums. Oc. 4. S. 4 mm Zeiss.

Fig. 22. Achtzellenstadium; das Ei vom oberen Pole und etwas seitlich gesehen. Oc. 8. S. 16 mm Zeiss.

Fig. 23. Zehnzellenstadium; das Ei von der Seite gesehen. Oc. 8. S. 16 mm Zeiss.

Fig. 30. 64-Zellenstadium; das Ei von der Seite gesehen. Oc. 8. S. 16 mm Zeiss. *M*, die Urmesodermzellen.

Tafel III.

(Alle Figuren bei Oc. 8. S. 16 mm. Zeiss).

Fig. 24. Ein Zehnzellenstadium; das Ei gesehen vom oberen Pol.

Fig. 25. Ein Zwölfzellenstadium; das Ei gesehen vom oberen Pol.

Fig. 26. Ein 16-Zellenstadium; das Ei gesehen vom oberen Pol.

Fig. 27. Ein 24-Zellenstadium; das Ei gesehen vom oberen Pol.

Fig. 28. Ein 32-Zellenstadium; das Ei gesehen vom oberen Pol.

Fig. 29. Ein 32zelliges Stadium; das Ei von der Seite und von hinten gesehen.

Tafel IV.

Fig. 31—34. Blastulastadien, im Durchschnitte. Oc. 4. S. 4 mm Zeiss; *M*, Mesodermzelle.

Fig. 35 u. 36. Blastulastadien, in vivo; Oc. 8 Zeiss und S. Nr. 3 Reichert.

Fig. 37—41. Gastrulastadien. Oc. 4. S. 4 mm Zeiss.

Fig. 42—47. Anormale Furchungen (Fig. 42, 43, 44 im 2. Tag nach der Eiablage, Fig. 45, 46, 47 im 6. Tag nach der Eiablage); in vivo; Oc. 8 Zeiss; S. Nr. 3 Reichert.

Tafel V.

(Alle Figuren bei Oc. 4, S. 4 mm Zeiss.)

Fig. 48—50. Stadien nach dem Blastoporverschluß; Querschnitte. *D*, Darm; *M*, Mesoderm.

Fig. 51. Ein frühes Stadium der Amnionbildung in der Rumpfkeimscheibe; Querschnitt, etwas schief. *AH*, Amnionhöhle; *D*, Darm.

Fig. 52. Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 51, etwas weiter nach vorn; hier ist die Amnionhöhle der Rumpfkeimscheibe schon geschlossen. *AH*, Amnionhöhle.

Fig. 53. Älteres Entwicklungsstadium, in welchem die Amnionhöhle der Rumpfscheibe schon ganz geschlossen ist und die Zellen des Amnions ausgezogen sind; *K*, Keimscheibe; *A*, Amnion; *AH*, Amnionhöhle; *P.E*, Primäres Ectoderm (Serosa); *M*, Mesoderm.

Fig. 54—56. Querschnitte durch den Embryo mit den sich ausbildenden Keimscheiben; *A*, Amnion; *CS*, Cerebralscheibe (Anlage des Cerebralorgans); *DS*, Dorsalscheibe; *KS*, Kopfscheibe; *RS*, Rumpfscheibe; *D*, Darm; *M*, Mesoderm; *Sch*, Embryonalschlund; *S*, Serosa oder das primäre Ectoderm, das nicht zur Keimscheibenbildung verwertet worden ist.

Fig. 57. Horizontalschnitt durch den Embryo mit den sich ausbildenden Keimscheiben. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 54—56.

Fig. 65 u. 66. Querschnitte durch die Cerebralanlagen.

Tafel VI.

(Alle Figuren bei Oc. 4. S. 4 mm Zeiss.)

Fig. 58—63. Horizontalschnitte durch die Embryonen, mit den sich ausbildenden Keimscheiben. Bezeichnung der Buchstaben wie in Fig. 54—56.

Fig. 64. Querschnitt durch die beiden Rumpfscheiben; *A*, Amnion; *P.E*, primäres Ectoderm (Serosa).

Fig. 67. Querschnitt durch die Anlagen der Cerebralorgane (*C.O.*) und den Anfangsteil des Schlundes (*Sch*).

Tafel VII.

(Fig. 68—70 u. 72 bei Oc. 4. S. hom. Imm. 1/12 Zeiss, Fig. 71 bei Oc. 4 S. 4 mm Zeiss, Fig. 73 bei Oc. 2. S. 4 mm, Fig. 74, 75 bei Oc. 4. S. hom. Imm. Apochr. 1/18 Zeiss.)

Fig. 68. Querschnitt durch einen Teil der Körperwand und Darmwand eines älteren Embryos; *E*, Hautepithel; *D*, Drüsen; *M*, Mesoderm; *DW*, Darmwand.

Fig. 69, 70, 72. Längsschnitte durch die Körperwand von drei immer älteren Embryonen; Fig. 72, eines schon frei kriechenden Tierchens. *E*, Hautepithel; *D*, Drüsen; *M*, Bindegewebe; *C*, eine subepitheliale Schicht mit circulären Muskelfaserchen; *L*,*L'*, longitudinale Muskelfasern; *C*, circuläre Muskelfasern; *D.W*, Darmwand (teilweise gezeichnet); *S*, Serosa (das zugrunde gehende extraembryonale primäre Ectoderm).

Fig. 71. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo mit einem schon ausgebildeten sekundären Schlunde; *N*, Nephridium; *CO*, Cerebralorgan; *Sch*, Schlund; *D*, Darm; *R*, Rüssel; *RC*, Rhynchocölomwand; *G*, Gehirn.

Fig. 73. Querschnitte durch den Schlund (drei Nachbarschnitte).

Fig. 74 u. 75. Längsschnitte durch die Körperwand eines ganz entwickelten *L. ruber*. *E*, Hautepithel; *D*, Drüsen; *C*, circuläre Muskelfasern; *L*, longitudinale Muskelfasern; *Ss*, Seitenstämme (Lateralnerven).

Tafel VIII.

Mikrophotographische Aufnahmen, alle bei Vergr. 110. Primäres Ectoderm und Entoderm (Darmwand) im rötlich-gelblichem Tone; die Photogramme wurden koloriert nach Präparaten, die mit Orange nachgefärbt worden sind.

Fig. 76—80. Sagittalschnitte; in Fig. 78 sieht man am Grunde des embryonalen Schlundes hinten die zellige Anlage des sekundären Schlundes, in Fig. 79 ist infolgedessen, daß der Schnitt etwas schief war, der Schlund nur teilweise sichtbar, in Fig. 80 ist schon der sekundäre Schlund entwickelt.

Fig. 81 u. 82. Querschnitte durch junge Embryonen, wo beiderseits der

Dorsalkeimscheibe der Embryoleib noch offen ist (Eindringen der Elemente des primären Ectoderms der Serosa).

Fig. 83. Querschnitt durch einen jungen Embryo, etwas älter, als in Fig. 81 und 82.

Fig. 84. Querschnitt durch den Rumpfteil eines jungen Embryos schon nach dem Zusammenfließen der Dorsalkeimscheibe und der Rumpfscheibe.

Fig. 85. Horizontalschnitt durch den Embryo, in welchem in dem dorsalwärts aufsteigenden (quer durchgeschnittenen) primären Schlunde die rinnenartigen, zelligen, seitlichen Anlagen (*S. S.*) des sekundären Schlundes sichtbar sind.

Fig. 86 u. 87. Horizontalschnitte durch ältere Embryonen.

Fig. 88. Querschnitt durch den Kopfteil eines älteren Embryos (oben Rüssel, unten Schlund, seitlich Cerebralorgane; zwischen diesen Organen Gehirnanlagen.

Fig. 89. Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo (*N*, Nephridiumanlage).

Fig. 90. Horizontalschnitt durch ein schon kriechendes junges Tierchen.

Corrigenda der Figurenbezeichnungen in Tafel VIII:

Die Figur, die sich unterhalb der Fig. 78 befindet, soll anstatt mit 80 — mit 85 bezeichnet werden. Die unterhalb dieser letzteren Figur sich befindende Figur soll anstatt mit 80 — mit 84 bezeichnet werden. Die unten und ganz rechts sich befindende Figur soll anstatt mit 80 — mit 89 bezeichnet werden.



Beiträge zur Kenntnis von Branchiura Sowerbyi Beddard.

Von

Friedrich Keyl

Göttingen.

Mit 56 Figuren im Text und Tafel IX—XI.

Einleitung.

Am 29. November 1909, als, wie alljährlich, das Viktoria regia-Haus im Botanischen Garten zu Göttingen entleert wurde, um die Erde den Winter über im Freien durchfrieren zu lassen, fand der mit der Aufsicht betraute Obergärtner, Herr WIESEMANN, im Schlamm einen Wurm, ähnlich dem heimischen *Tubifex*. Eine größere Anzahl davon wurde in das Zoologische Institut geschickt zur weiteren Bestimmung. Auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrat EHLERS, übernahm ich die nähere Untersuchung des betreffenden Wurmes. Die Bestimmung ergab *Branchiura Sowerbyi* Beddard, einen ostindischen Oligochäten.

Zur Zeit der Abfassung der vorliegenden Arbeit lagen nur zwei spezielle Arbeiten über *Branchiura Sowerbyi* vor, von BEDDARD (London) und MICHAELSEN (Hamburg). Jener gibt auf Grund seiner Untersuchung eine kurze anatomische Beschreibung, die natürlich infolge des wenigen zur Verfügung stehenden Materials nicht erschöpfend sein konnte. MICHAELSEN hingegen lieferte nur eine eingehendere Beschreibung des männlichen Ausführganges. Während des Abschlusses meiner Arbeit erschienen noch zwei weitere Aufsätze über *Branchiura* von STEPHENSON (Kalkutta). Diese bringen eine weitere Fülle von anatomischen und biologischen Tatsachen. Trotz dieser jüngsten Bearbeitung möchte ich aber von einer Veröffentlichung meiner Befunde nicht abstehen. Von einer Mitteilung meiner Untersuchungen bezüglich der Muskulatur, der Blutgefäße und des Verdauungskanals habe ich absehen müssen, da ich die diesbezüglichen BEDDARDS Arbeit ergänzenden

Ausführungen STEPHENSONS nur einfach hätte wiederholen und somit also bestätigen können[1].

Dem steten Förderer und Unterstützer meiner Arbeit, Herrn Geheimrat EHLERS, möchte ich auch an dieser Stelle meinen größten Dank aussprechen; ebenso Herrn Geheimrat PETER, dem Direktor des botanischen Gartens, für die große Bereitwilligkeit, mit der er mir den Besuch und die Untersuchung der Warmhäuser gestattete.

Biologisches.

1. Fundorte.

BEDDARD fand *Branchiura Sowerbyi* zuerst im Jahre 1892 in einem Viktoria regia-Becken im Royal Botanical Society's Garden, Regent's Park in London in einigen wenigen Exemplaren. 1908 fand dann MICHAELSEN im Warmwasserbassin des botanischen Gartens in Hamburg mehrere Vertreter dieses interessanten Oligochäten. Da nach seiner Angabe der Austausch von Pflanzen mit dem Londoner Garten sich nur auf trockenes Material beschränkt, so muß die Form wohl von einem dritten Orte her in Hamburg eingeführt worden sein. Als MICHAELSEN von dem Göttinger Funde hörte, stellte er es in den Bereich der Möglichkeit, daß die Hamburger Exemplare von hier aus mit lebendem Pflanzenmaterial leicht eingeführt worden sein könnten. Gleichzeitig teilte er einen neuen Fundort Dublin mit.

Im Frühjahr 1910 zeigte sich *Branchiura* wieder in sehr großer Anzahl in unserm hiesigen Warmwasserbecken. Ein Überwintern im durchgefrorenen Schlamme war vorerst von der aus heißen Ländern stammenden Form nicht anzunehmen. Eine im Aquarium langsam aufgetaute Probe zeigte auch keine Exemplare; wohl aber fanden sich in den Töpfen, der in einem andern Warmhause überwinternden Pflanzen aus dem Viktoria regia-Haus einheimische *Tubifex*-Formen und auch vereinzelt *Branchiura*. Diese überwinterte also in den Töpfen und konnte sich dann im Frühjahr, in günstigere Verhältnisse gebracht, rasch vermehren. Im März 1911 zeigte sich aber nun nur 14 Tage nach dem Beschicken der Becken mit der den Winter über im Freien ge-

[1] Besonders erwähnen möchte ich noch, daß ich besondere Aufmerksamkeit dem Vorhandensein von Rückenporen widmete. BEDDARD und STEPHENSON erwähnen sie in ihren Arbeiten nicht. Es ist mir nicht gelungen, weder auf Schnitten noch durch Reagenzien Poren festzustellen.

lagerten Erde *Branchiura* in sehr großer Anzahl und in fast völlig geschlechtsreifen Exemplaren. Nach Aussage des leitenden Obergärtners[1] war noch keine Pflanze in dem Becken gewesen. Es mußten die Würmer also doch im Freien in der Erde den Winter überdauert haben. Ich holte nun abermals eine Probe von der noch nicht bewässerten Erde herein und untersuchte sie in trockenem Zustande. Da fand sich in einem Erdballen ein Teilstück eines Tubificiden, dessen Bestimmung mit Hilfe der Borsten und der charakteristischen Lage der Blutgefäße *Branchiura Sowerbyi* ergab. Damit scheint mir der Beweis geliefert, daß sich der ostindische Oligochäte bei uns eingebürgert hat. Leider fand sich kein weiteres und noch deutlicheres Beweisstück mehr. Weiter war also zu beobachten, daß *Branchiura* außerhalb des Wassers überwintert hatte, ohne sich in einen Kokon einzuschließen. Wenn auch *Branchiura* diesem einen Befunde nach bei uns im Freien überwintert hatte, so erscheint mir sein alljährliches Wiederauftreten im Warmhause hauptsächlich aber wohl gesichert durch die Verschleppung mit den Wurzelballen der meist in Töpfe gepflanzten Stöcke.

Während meines Aufenthaltes in Frankfurt a. M., Ostern 1911, zog ich Erkundigungen ein, ob im dortigen Viktoriahaus des Palmengartens bislang das Auftreten eines *Tubifex* ähnlichen Wurmes beobachtet worden sei. Die Auskunft erschien günstig, doch war das Bassin noch nicht wieder instand gesetzt worden. Pfingsten darauf wurde mir dann durch die bereitwillige Freundlichkeit des Herrn Gartenmeisters Kraus gestattet, eine Untersuchung der Warmwasserbecken vorzunehmen. Da fand ich denn *Branchiura* in großer Menge. Alle Exemplare waren von auffallender Größe und alle geschlechtsreif, obwohl auch hier die Kulturen erst 3—4 Wochen angesetzt waren. Als Einschleppungsort für Frankfurt konnte mir auch nur wieder Göttingen angegeben werden; denn der Palmengarten steht mit dem hiesigen botanischen Garten in Pflanzenaustauschverkehr. In dem außerordentlich heißen Sommer 1911 soll *Branchiura* in Frankfurt auch in dem im Freien liegenden Wasserbecken aufgetreten sein. Hier in Göttingen findet er sich tatsächlich auch in dem außerhalb des Warmhauses gelegenen, aber durch Heizschlangen erwärmten Becken vor. Hier überwintert er auch in den überdeckten auf 15—17° C gehaltenen Bassins, ohne seine Lebensgewohnheiten in irgendwelcher bemerkbaren Weise zu ändern.

[1] Herrn Wiesemann möchte ich für seine vielfachen Unterstützungen bei der Beschaffung des Materials Dank sagen.

Schon im Jahre 1909 veröffentlichte PERRIER einige sehr wichtige Beobachtungen von *Branchiura Sowerbyi* im Freien. Er fand nämlich im August 1906 in einem kleinen Altwasser der Rhône, das aber noch durch unterirdischen Zufluß mit dem Strom in Verbindung stand, nahe der Einmündung des Doux in der Nähe von Tournon zahlreiche Exemplare unseres Oligochäten. Das Wasser war nicht sehr tief und der Boden war mit einem dichten Schlamm bedeckt, der zahlreiche verwesende Organismenreste enthielt. Die Würmer fanden sich hier teils in dem Schlamme versteckt, teils mit dem Hinterende frei im Wasser flottierend. Leider trocknete diese Fundstelle im nächsten Jahre aus und ist seitdem verödet. Jedoch fand PERRIER bei seinen weiteren Nachforschungen ganz in der Nähe an dem Ufer des Doux eine neue Fundstelle, die von biologischer Wichtigkeit ist. Hier zeigte das Wasser einen ziemlich raschen Lauf und infolgedessen war auch der größte Teil des Bodens mit reinem Sande bedeckt. An den wenigen Uferstellen, wo sich etwas Schlamm ansetzen konnte, war dieser stark mit granitischen Sandmassen gemischt. Bemerkenswert ist, daß die Anzahl der hier beobachteten Individuen allerdings nur sehr gering war. Rhône-abwärts fand dann PERRIER noch weitere zwei Verbreitungsstellen, die sowohl was die Ortsverhältnisse als auch die Zahl der beobachteten Exemplare anbetrifft, der ersten Station ziemlich gleichen. Am Schlusse seiner Arbeit sucht PERRIER die Frage zu entscheiden, ob *Branchiura Sowerbyi* in der Rhône autochthon oder eingeschleppt ist. Er konnte leider eine abschließende Auskunft nicht geben. Die Tatsache, daß BEDDARD und MICHAELSEN nur so wenige Exemplare in ihren Warmwasserhäusern fanden, er aber in der Rhône so viele, glaubte er zu der Frage benutzen zu können, ob die Lebensbedingungen in der Rhône nicht doch natürlicher für *Branchiura* seien, als die in den Viktoria regia-Becken mit ihrer gleichmäßig hohen Temperatur.

STEPHENSON erwähnt in seinen einschlägigen Arbeiten noch weitere Fundorte von *Branchiura Sowerbyi.* So erhielt er im Mai 1911 durch Mr. GRAVELY vom Indian Museum lebende Exemplare zugeschickt. Sie stammten aus dem Museumsgarten von Kalkutta, wo sie in einem "earthenware basin", das mit Wasserpflanzen besetzt war, vorkamen. Im November 1911 erhielt er abermals, diesmal aber konservierte, Exemplare, die in der Zeit vom September bis Oktober 1907 durch Prof. K. RAMUNNI MENON in dem Viktoria regia-tank der Agrihorticultural Society's Gardens in Madras gesammelt waren. Des wichtigste aller von STEPHENSON mitgeteilten Fundorte ist jedoch der von ihm

selbst beobachtete, eine "nullah", d. h. ein Wasser, das zeitweilig trocken liegen kann, von Lahore im Punjab. Dort kam *Branchiura* in einem kleinen, flachen Teiche vor, der infolge der in ihm abgeleiteten oberflächlichen Drainagewässer des Gefängnisses selten ganz trocken wird. In der Regenzeit geht durch ihn sogar ein ständiger Wasserlauf hindurch. Dieser Fundort ist insofern wichtig, da er bis jetzt der einzige bekannt gewordene ist, an dem *Branchiura* in den Tropen im Freien beobachtet wurde. Weiter aber korrespondiert diese Lokalität, die zeitweilig trocken liegen kann, mit dem von mir beobachteten Überwintern des Wurmes im Trocknen.

Fundorte:

London	Warmwasserhaus.
Dublin	»
Hamburg	»
Göttingen	Warmwasserhaus; geheizte Becken im Freien.
Frankfurt a. M.	Warmwasserhaus; Teich im Freien?
Kalkutta	Warmwasserhaus.
Madras	»
Lahore	Tümpel im Freien.
Tournon	Rhône-Altwasser; Mündung des Doux.

Überblicken wir noch einmal die neun verschiedenen mir bekannt gewordenen Fundstellen, so fallen sieben davon auf Warmwasserhäuser. Es ist nun wohl anzunehmen, daß im großen und ganzen die Temperatur- und Bodenverhältnisse dieser künstlichen Becken übereinstimmen. An zwei dieser Orte (Frankfurt und Göttingen) wurde *Branchiura* aber auch schon im Freien beobachtet. Das eine Mal im sehr heißen Sommer, das andre Mal im angewärmten Becken. An den bis jetzt erwähnten Fundstellen ebenso wie auch an den Tümpeln der Vorstadt von Lahore ist eine hohe tropische Temperatur vorhanden; dies trifft aber nicht mehr zu für die Fundorte in der Rhône, wenn man auch berücksichtigen muß, daß das Klima Südfrankreichs und vor allem des Rhônetales sehr milde ist. PERRIER betont ja dann auch noch selbst, die einzelnen Stationen, an denen er *Branchiura* vorfand, waren, was die Temperatur des Wassers anbelangt, immer die günstigsten der Umgebung. Diese Mitteilung ändert aber nichts an der Tatsache, daß *Branchiura* dort im Freien überwinterte, denn PERRIER fand ihn dort im August 1907 wie auch im Oktober 1908. Diese Befunde genügen an und für sich schon *Branchiura Sowerbyi*

als eine eurytherme Wurmform anzusehen. Die Beobachtungen, die ich im Göttinger Garten machte, bestätigen das nur; denn hier fand ich *Branchiura* im Warmwasserbecken mit einer Temperatur von 25° C als auch im Winter in den nur angewärmten Behältern mit einer Temperatur von 15—17° C. Abgesehen von dieser Unempfindlichkeit gegen Temperatureinflüsse scheint die Beschaffenheit des Wassers und des Bodens keinen besonderen Einfluß zu haben. *Branchiura* kommt ja sowohl in stehenden Becken der Warmhäuser, wie in nur wenig Fluß zeigenden Altwässern und Tümpeln, wie auch im fließenden Wasser (Doux) vor; er lebt im Schlamm ebenso gut wie im kiesreichen Boden. In meinen Kulturen, die ich im zoologischen Institut stets hielt, machte ich die Erfahrung, daß sich die eingesetzten Exemplare besser hielten, wenn ich dem Schlamm groben Kies untermischte. Die Meinung Perriers, daß nach den nur spärlichen Funden Beddards und Michaelsens die Warmwasserbecken im Gegensatz zu den Altwässern der Rhône *Branchiura* wenig natürliche Lebensbedingungen bieten, glaube ich nicht aufrecht erhalten zu können auf Grund des Vorkommens im hiesigen Viktoria regia-Becken. Seit $3^1/_2$ Jahren beobachtete ich nun *Branchiura* hier und stets ist eine jährliche Vermehrung und Weiterverbreitung zu beobachten. Eine schätzungsweise Zahl der Würmer anzugeben, ist mir nicht möglich, doch dürften sich wohl mehrere Tausende von Exemplaren vorfinden.

2. Lebensweise.

Branchiura Sowerbyi lebt, soweit ich Beobachtungen in meinen Kulturen und in dem Warmwasserhause anstellen konnte, ähnlich unserm gemeinen *Tubifex* in Röhren, die er durch den Schlamm baut. Diese Wohnröhren, die er mit einem Secret, das den zahlreichen Drüsen seiner Epidermis entstammt, auszutapezieren scheint, verläßt er nur sehr selten. Nur einige Male beobachtete ich einzelne Exemplare, die sich durch schlangenähnliche Windungsbewegungen an Wasserpflanzen weit über den Grund emporgearbeitet hatten. Autotomierte Hinterenden fanden sich namentlich in den ersten Monaten des Jahres jedoch viel auf der Oberfläche des Schlammes. Es mag dies auf den Mangel des Eingrabevermögens zurückzuführen sein; denn ein Eingraben mit dem Hinterende, wie es sonst bei decapitierten Anneliden beobachtet wird, erscheint mir wegen der großen Zartheit desselben ausgeschlossen. Im allgemeinen bleibt *Branchiura* in seiner Schlammröhre und läßt das mit dorsal und ventral stehenden Cirren besetzte Hinterende frei im Wasser flottieren durch seitliche Undulation wie unsre Tubificiden.

Hierbei scheinen die Cirren oder Kiemen keine eigne Bewegung auszuführen, sondern nur den Rechts- und Linksschlängelungen des Körpers zu folgen. Das läßt sich leicht unter der binocularen Lupe erkennen. Eine Eigenbewegung geht den Kiemenanhängen jedoch nicht ab, wie sich an narkotisierten Tieren beobachten läßt. Während hier der eigentliche Leibesschlauch schon längst keine Bewegung mehr vollführt, schwingen die Kiemenanhänge noch sowohl seitlich als auch vor- und rückwärts.

Die Eingangsöffnung der Röhre liegt nicht in derselben Höhe wie der Boden des Wasserbeckens, sondern sie ist gegen die Umgebung etwas erhöht. Sie liegt auf einem kleinen Krater mit einer äußeren sanften Böschung, aber mit steiler fast senkrechter Innenwandung. Die Röhren reichen, was sich gut an den Wandungen der Glasgefäße meiner Kulturen beobachten läßt, bis auf den Boden. Ihr Verlauf ist ein geschlängelter, auch zeigen sie des öfteren Abzweigungen, die aber wohl nur aus Verschmelzung und Überschneidung benachbarter Röhren zustande kommen. Die Röhren konnten eine Länge bis nahezu 30 cm erreichen. In den Becken des Warmwasserhauses fanden sich auf dem Zementboden stets Anhäufungen zahlreicher Individuen, was einen Abstand von dem unteren Wasserspiegel von nahezu $1/2$ m ergibt. Von biologischem Interesse ist dann vielleicht noch die Tatsache, daß unter flach auf dem Grunde liegenden Steinen oder Schiefertafeln sich immer zahlreiche Exemplare von *Branchiura* aufhalten. Unter einem solchen Schieferstein wurden auch die ersten bei uns hier aufgefunden. Es ist das eine Erscheinung, die mehrfach bei Oligochäten beobachtet wird.

Die Bewegung von *Branchiura* ist auf festem Boden eine schlängelnde, lateral-undulierende. Bei dieser Art der Fortbewegung liegen die Kiemen rechts und links, indem also so der Hinterkörper um 90° gedreht ist. Die Notwendigkeit dieser Verdrehung ergibt sich durch die dorso-ventrale Stellung der Kiemen. Schwimmbewegungen beobachtete ich nie bei *Branchiura*. In das Wasser geworfene Exemplare sinken immer gleich bewegungslos zu Boden und versuchen dort nach wenigen Kriechbewegungen immer sehr bald, sich mit dem Kopfende voran einzugraben.

Was die Nahrungsaufnahme anbelangt, so läßt *Branchiura*, wie die einheimischen Tubificiden und Lumbriciden, die Erde, die ihm bei seinen Röhrenbauten hinderlich ist, seinen Darm passieren. Dabei ist eine Umänderung derart zu bemerken, daß die lockere körnige Erde allmählich umgewandelt wird in einen zähen, speckigen Mutt.

Es ist dies ein Umstand, der wohl bei der Beurteilung der Schädlichkeit oder Nützlichkeit von *Branchiura Sowerbyi* für unsre Warmwasserkulturen berücksichtigt werden muß.

Um *Branchiura* im lebenden Zustande besser beobachten zu können und auch beim Fixieren vor zu starken Krümmungen zu bewahren, versuchte ich die Würmer zu narkotisieren. Cocain gab auch in den schwächsten noch wirksamen Verdünnungen schlechte Resultate. Es trat nämlich bei seiner Anwendung, schon ehe der Wurm vollständig narkotisiert war, eine Maceration des zarten Kiemenendes und vor allem der Kiemen selbst ein. Chloroform in wenigen Tropfen in das Wasserschälchen, in dem die Würmer waren, getan, leistete stets gute Dienste. Zuviel Chloroform führte eine starke Ringelung herbei. Um eine vollständige Streckung des Leibesschlauches und vor allem des empfindlichen Hinterendes zu erreichen, empfahl es sich, den Wurm mit Hilfe einer Nadel oder eines feinen Glasstabes in Rotation zu versetzen, während des Einwirkens des Chloroforms.

Diese Empfindlichkeit auf äußere Reize beschränkt sich jedoch nicht nur auf Narkotika oder andre einwirkende Flüssigkeiten, sondern zeigt sich auch in einer äußerst großen Zerbrechlichkeit. Vor allem wiederum ist es das Hinterende, welches sich dadurch sehr auszeichnet. Einfache Druckstellen, hervorgerufen durch das Übertragen des Wurmes von einer Schale in die andere mittels einer Nadel, führen meist zu einer Trennungsstelle in einen hinteren und vorderen Abschnitt. Ich zog es daher vor, solche Übertragungen, wenn es auf die Erhaltung des Tieres ankam, entweder mit der Pipette oder mittels eines stärkeren Glasstabes vorzunehmen. Hand in Hand mit dieser Zerbrechlichkeit oder Autotomie geht nun aber die weitgehende Regenerationsfähigkeit. Nach meinen Beobachtungen wird sowohl das Kopfende als auch unter gewissen Bedingungen das kiementragende Hinterende sehr leicht regeneriert. Über die Zeit der Regeneration des letzteren habe ich einige wenige Versuche angestellt. Ich narkotisierte die Würmer, stets nur größere Exemplare, und trennte mittels einer scharfen Präparationsschere eine Anzahl der kiementragenden Segmente ab. Die so geteilten Branchiuren setzte ich in Leitungswasser. In einzelne der Isoliergefäße gab ich gut abgespülte Pflanzenteile meiner Kulturen hinein. Die kleinen Gefäße stellte ich an einen warmen sonnigen Ort, aber vor den direkten Sonnenstrahlen durch Ölpapier geschützt. Nun stellte sich heraus, daß die vorderen Teilstücke stets das Hinterende samt den Kiemen regenerierten, während die kiementragenden hinteren Teilstücke stets sehr rasch zugrunde gingen. Weiter ließ sich fest-

stellen, daß nach 40—48 Tagen äußerlich an den regenerierten Tieren keine Anzeichen der Regeneration mehr zu erkennen waren. Durch das große Vermögen zu autotomieren, erkläre ich mir auch, daß sich in dem aus den Warmwasserbassins herausgeholten Schlamm in bestimmten Zeiten (z. B. Jahresanfang) fast nur Bruchstücke fanden. Unter diesen war eine große Anzahl solcher Individuen, die ein hinteres Teilstück einer *Branchiura* darstellten. Dabei war aber stets festzustellen, daß vor den kiementragenden Segmenten immer eine größere Anzahl kiemenloser vorhanden war. Diese letztere Bedingung erscheint mir nach den oben erwähnten Versuchen notwendig.

3. Schädlichkeit und Vertilgungsmöglichkeit.

Durch das zahlreiche Auftreten unseres ostindischen Oligochäten wird er, wie sich aus Beobachtungen im Göttinger Warmhause ergab, dem Pflanzenwuchse schädlich. Die untersten Lagen des Grundes im Becken bestehen hier aus guter Gartenerde, in der die Pflanzen wurzeln. Darüber folgt eine Lage feinen groben Kieses. Unser Oligochäte unterminiert nun durch seine sehr tiefgehenden Röhren die Kiesschicht und schafft die Erde und den Mutt in erstaunlich kurzer Zeit über den Kies. Dadurch lockert er den Grund in unangenehmer Weise auf, was stellenweise zu Senkungen Veranlassung geben kann. Junge und kleine Pflänzchen verschüttet er gänzlich und hindert sie an ihrem Fortkommen oder tötet sie dadurch gar ab. Die verschiedensten angewandten Mittel ihn zu vergiften, schlugen alle fehl, da er sich bei dem geringsten Reiz in seine Schlammröhren zurückzieht. Auch die zahlreichen in die Bassins eingesetzten Fische scheinen sich aus diesem Grunde nicht als seine Vernichter zu erweisen. In meinen Kulturen, die ich Sommer wie Winter hindurch an einem hellen warmen Fensterplatze hielt, hatte er jedoch im Herbst und Winter 1911/12 einen Gegner gefunden. Durch ihn, eine Planarie, wurden die im Oktober reichlich mit Exemplaren besetzten Aquarien innerhalb von 4 Monaten gänzlich ausgeraubt. Bald nach der Besetzung hatte ich in einigen der Kulturgläser wohl die Planarien beobachtet, sie aber ruhig darin weiterleben lassen. Nach einigen Monaten fiel mir das allmähliche Verschwinden von *Branchiura* auf, während sich die Planarien üppig vermehrten. Ich unterzog nun die Kulturen einer genauen Durchsicht; dabei setzte ich die noch übrigen Oligochäten mit den Plattwürmern in ein Glasgefäß. Schon nach ganz kurzer Zeit hatte sich jede der Planarien, die den Branchiuren an Größe weit unterlegen waren, einer derselben bemächtigt, und ließ sie, einmal erfaßt, nicht mehr frei. Sie

hatte den Rüssel weit ausgestülpt und sog *Branchiura* bei lebendigem Leibe aus. Die Planaria hatte gewöhnlich ihre Beute am Kopfende erfaßt, nur sehr selten in der Mitte des Körpers. Die äußere Haut von *Branchiura* wurde von ihr nicht aufgenommen, sondern diese bildete schließlich einen dicken Wulst um den Rüssel des Räubers. Mit dieser Beobachtung war mir die Erklärung für das Sterilwerden meiner Kulturen gegeben. Nach einer dankenswerten Mitteilung von Herrn Dr. Voss soll die Räuberin *Planaria torva* gewesen sein. Vielleicht ist aber hiermit der Weg gewiesen, wie man *Branchiura* aus den Warmwasserbecken beseitigen kann. Das Einsetzen von Planarien ist natürlich nur dann auszuführen, wenn diese sich nicht in irgendeiner Weise dem Pflanzenwuchs schädlich erweisen.

Größe und äußere Formverhältnisse.

Die Länge von *Branchiura Sowerbyi* wird übereinstimmend von Beddard und Michaelsen auf 38—50 mm angegeben. Damit sind sicherlich nur geschlechtsreife Tiere verstanden, d. h. solche, die ihre definitive Größe und Ausbildung erlangt haben. Stephenson gibt eine Länge von 44—50 mm und eine Segmentzahl von 74—116 an. Diese Größenangaben wurden von den meisten der von mir gemessenen geschlechtsreifen Formen oder solchen, die kurz vor der Reife standen, weit überschritten. Die größte beobachtete Länge betrug 100 mm. In gleichem Maße wurde natürlich auch die angegebene Segmentzahl etwa 170 überholt. Bei 61 mm Länge zählte ich etwa 245 Segmente und bei 100 mm 270. Das Hinterende ist ausgezeichnet durch die in der dorsalen und ventralen Medianen stehenden Cirren, die wohl als Kiemenanhänge zu deuten sind. Die Zahl der Cirren ist sehr verschieden. Bei einer Anzahl von 213 Segmenten trugen 87 Cirren, bei 270 waren es 140 und bei 245 Körpersegmenten waren es hingegen einmal nur 23. Das letzte Segment, das sogenannte Analsegment, ist stets kiemenfrei. Die Länge der Cirren wächst von vorn nach hinten ganz allmählich. Zuerst stellen sie sich dar als kleine Höcker oder warzenförmige Gebilde, die analwärts sich immer mehr in die Länge strecken. Ihre größte Ausbildung erlangen sie aber nicht am vorletzten Segmente, sondern etwas davor. Hier ist ihre Längenausdehnung oft zweimal so groß als die betreffende Segmentbreite. Auf den letzten Segmenten nehmen sie dann wieder etwas an Größe ab. Der Wechsel in der Segmentzahl läßt sich wohl mit der Tatsache vereinbaren, daß Tiere mit einer großen Anzahl von Segmenten in deren Zahl nicht konstant sind.

Der Querschnitt des Wurmes ist im cirrenlosen Teile fast genau kreisförmig; im cirrentragenden Teile seitlich etwas abgeplattet. Die auf der Tafel BEDDARDS dargestellte bisquitartige Form beruht auf der Kontraktion der Transversalmuskulatur, die an der Einziehungsstelle ihren Ansatzpunkt hat.

Das erste Segment trägt einen spitzigen, kegelförmigen Kopflappen, das letzte einen kugeligen Anallappen. Die Segmente des Vorderkörpers sind schmal und zweiringelig, das Verhältnis von Länge zur Breite ist etwa 4 : 1. Sie nehmen dann rasch an Größe zu und erlangen ihre größte Ausbildung in der Gegend der dorsalen Blutgefäßschleifen. Das größte hier beobachtete Breitenmaß betrug etwa 1,3 mm. Hier ist das Verhältnis von Länge zur Breite 1 : 3. Analwärts reduziert sich die Breite wieder ganz allmählich bis das Verhältnis zu Beginn des cirrentragenden Körperabschnittes 2 : 1 wird. Noch weiter nach hinten nimmt die Länge des Segmentes sehr rasch ab bis, unter Berücksichtigung der Gesamtzuspitzung, etwa das gleiche Längen- und Breitenverhältnis wie am Vorderende 4 : 1 erreicht wird.

Die Farbe von *Branchiura Sowerbyi* ist gelblich-braun, bekommt aber infolge der durchschimmernden Blutgefäße einen roten Anflug. Bei älteren Exemplaren ist die Färbung namentlich in der mittleren Körperregion weit dunkler. Die Ursache hiervon ist der dichte Belag des Darmes mit dunkelbraunen bis fast schwarzen Chloragogenzellen.

Borsten: *Branchiura* trägt vier Reihen Borstenbündel, zwei dorsolateral gelegene und zwei ventro-laterale. Die dorsalen Borstenbündel enthalten vier bis acht fächerförmig angeordnete Hakenborsten. Zu diesen kommen am Vorderkörper noch je zwei manchmal auch drei lange Haarborsten hinzu. MICHAELSEN stellte nur eine oder zwei, STEPHENSON gar stets nur eine Haarborste in jedem dorsalen Bündel fest bei den von ihnen beobachteten Exemplaren. Die ventralen Bündel enthalten bis acht kleine Hakenborsten, die ebenfalls fächerig angeordnet sind. Die Hakenborsten sind in allen Bündeln, den ventralen sowohl als den dorsalen, mehr oder weniger deutlich spitzig gegabelt. Die Länge der Borsten beträgt etwa 300 μ, ihre Breite etwa 15 μ. Das Verhältnis des Abschnittes von der Spitze zum Knoten zu dem von dem Ende bis zum Knoten ist etwa 2 : 3. Das untere Ende läuft spitz aus und nicht, wie BEDDARD zeichnet, stumpf. Meine Angaben stimmen also, was die Form anbelangt, ganz mit denen STEPHENSONS überein.

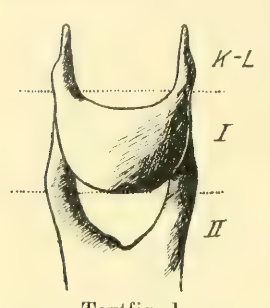
Das erste und das letzte Segment sind borstenlos.

Nervensystem.

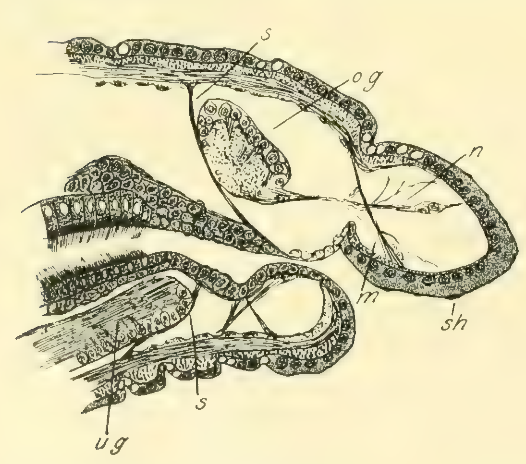
1. Lage und äußere Gestalt des Centralnervensystems.

(Textfig. 1 und 2.)

Das Oberschlundganglion von *Branchiura Sowerbyi* weicht von dem der übrigen Tubificiden durch seine einfache und kompakte Gestaltung ab. Bei diesen ist es ausgezeichnet vor allem durch seine großen seitlichen Lappen, die hier in unserm Falle gänzlich fehlen. Es liegt mit seiner Hauptmasse im ersten Segment. Im Längsschnitt erscheint es brotlaibförmig und im Querschnitt halbmondförmig mit verhältnismäßig schwacher ventraler Aushöhlung. Die Richtung seiner Hauptachse ist zu der des Körpers stark geneigt und zwar etwa unter einem Winkel von 50°. Bei einem nahezu geschlechtsreifen Tiere betrug die Länge der Hauptachse des Oberschlundganglions etwa 125 μ. Die hierzu senkrechte Querachse in der Medianebene maß etwa 64 μ und die dritte Achse, die der Segmentalebene parallel läuft, hatte eine Länge von etwa 180 μ. Aus diesen Maßangaben ist ersichtlich, daß die Breite des Ganglions größer ist als seine Länge. Mit seiner ausgehöhlten Hinterfläche liegt das Oberschlundganglion der starkdrüsigen Wandung des Oesophagus bei einigen Exemplaren fast auf, bei andern hingegen konnte der Zwischenraum zwischen beiden größer werden. Caudalwärts legt sich das Ganglion an das Dissepiment I/II dicht an. An seiner ventralen Seite gabelt sich das Oberschlundganglion und sendet zwei starke



Textfig. 1.
Branchiura Sowerbyi. Oberschlundganglion und Schlundcommissuren. *K.L*, Kopflappen; *I*, 1. Segment. Vergr. etwa 100.



Textfig. 2.
Branchiura Sowerbyi. Längsschnitt (median) durch den Kopflappen, 1. und 2. Segment. Vergr. 120. *og*, Oberschlundganglion; *m*, Muskel; *n*, Nerv; *s*, Septum; *sh*, Sinneshügel; *ug*, Unterschlundganglion.

Ausläufer in den Kopflappen hinein. An der Ansatzstelle dieser beiden Ausläufer am Ganglion entspringen seitlich die beiden Schlundcommissuren. Diese von fast kreisförmigen Querschnitt mit einem etwa 32 μ großen Durchmesser umfassen den Oesophagus ohne sich aber ihm fest aufzulegen, wenn auch der Raum zwischen Nervenring und Schlund nur sehr klein werden kann (Taf. IX, Fig. 6). Die Schlundcommissuren laufen schräg nach hinten und münden etwas hinter der Mitte des ersten borstentragenden Segmentes in das Unterschlundganglion ein. Dieses erstreckt sich bis fast zum Dissepiment zwischen dem zweiten und dritten borstentragenden Segmente. Es ist an seinem vorderen Ende am breitesten, etwa 170 μ, und nimmt analwärts ganz allmählich ab, so daß es schließlich an seinem Ende nur zwei Drittel seiner Anfangsbreite (etwa 110 μ) zeigt. An der Stelle, wo das Ganglion das Septum durchbricht, zeigt sich eine ganz seichte Einschnürung.

Ein typisches Strickleiternervensystem besitzt *Branchiura* nicht, da sowohl die Ganglienknoten als auch die Connective miteinander durch eine Scheide eingehüllt sind. Die Verschmelzung der ganglionären Teile des Bauchstrangs läßt sich abgesehen von den weiter unten zu behandelnden inneren Stützsubstanzscheiden, an deren Ganglienzellen-Belag erkennen. Dieser springt auf der Ventralfläche, wie auf Querschnitten zu ersehen ist, mit einem mehr oder weniger stumpfen First in die fibrilläre Masse ein. Er zeigt also auf dem Querschnitt das Bild einer liegenden 3 (Taf. IX, Fig. 2). Der durch die Verschmelzung äußerlich einheitlich gewordene Bauchstrang zeigt innerhalb eines jeden Segmentes eine seitliche und ventrale Anschwellung (Ganglion), die ganz langsam ansteigt und ebenso abfällt. Die stärkste Anschwellung in seitlicher Richtung gemessen, betrug bei einem fast ausgewachsenen Exemplare etwa 233 μ und sie fiel ab bis auf etwa 127 μ. Dies war im Bereich der engsten Stellen des Connectivs, da wo dieses das Dissepiment durchbricht. Auf seiner dorsalen Seite zeigt das Bauchmark in seiner ganzen Länge eine firstartige Bildung, die Neurochorde, auf die ich weiter unten ausführlich zu sprechen kommen werde. In der hinteren Körperregion werden die Connective immer kürzer, und damit rücken die Ganglien dichter zusammen. Es ist das die natürliche Folge des Kürzerwerdens der einzelnen Segmente.

Das Bauchmark erstreckt sich frei durch die Körperhöhle und wird gestützt durch die abgehenden peripheren Nerven. Außerdem halten zahlreiche sich an die äußere Hülle einerseits, die Leibeswand anderseits ansetzende Aufhängebänder es in seiner Lage. Die Septen

legen sich nie ganz dicht an das Bauchmark an, sondern umgeben es abgesehen von der Ventralseite so, daß immer ein Zwischenraum zwischen ihnen und dem Bauchmark bleibt. Der schmale Raum zwischen der Ventralseite des Bauchmarkes und der Körperwand bleibt stets septenfrei. Zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife wird der Bauchstrang, wie alle übrigen Organe, in den Geschlechtssegmenten infolge der starken Ausbildung der Sexualorgane nach unten gedrängt. Diese Herabdrückung des Bauchmarks kann so weit gehen, daß es auf der Längsmuskelschicht dann fest aufliegt (Taf. X, Fig. 12). Die Angaben SEMPERS für Polychäten (*Nais proboscidia* und *Nais elinguis*) und VEJDOVSKYS, daß bei allen Oligochäten, deren Körper durch Regeneration am Hinterende nachwachsen könne, sich der Bauchstrang in dieser Region an die Hypodermis heranlege und nahe an der Afteröffnung mit derselben ganz verschmelze, trifft für *Branchiura* nicht zu. *Branchiura* gehört aber, wie oben schon gesagt, zu den Oligochäten, die sehr leicht das Hinterende regenerieren. In den letzten Segmenten legt sich das Bauchmark zwar sehr an die Leibeswand an, bleibt aber stets von der Hypodermis durch die, wenn auch hier sehr dünnen, Muskelschichten getrennt. Im Analsegment ist seine fibrilläre Centralmasse zu einer sehr feinen Spitze ausgezogen. Das Bauchmark liegt stets unterhalb des ventralen Blutgefäßes, eine Tatsache, die vielleicht aus BEDDARDS einer Zeichnung nicht deutlich genug hervorgeht. In der Körperstrecke, in der ventrales und dorsales Blutgefäß nebeneinander verlaufen, liegt es so, daß die firstartig auf der Fibrillärmasse aufsitzende Auftreibung des sogenannten »Neurochords« sich zwischen die beiden Gefäße einschiebt (Taf. IX, Fig. 9).

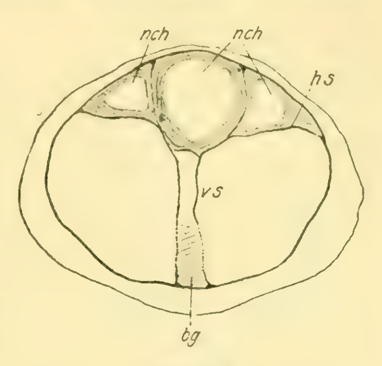
2. Bau des Centralnervensystems.

Am Aufbau des Centralnervensystems beteiligen sich zwei verschiedene Elemente, einerseits solche von nicht nervösem, anderseits solche von nervösem Charakter. Unter die ersteren rechne ich die äußere, die Gesamtheit des Nervensystems bekleidende Hülle und eine im Innern auftretende stützende Substanz. Unter die zweiten zähle ich die LEYDIGsche Punktsubstanz, die Fasermasse oder den fibrillären Teil und die Ganglienzellen. Eine Zwischenstellung zwischen beiden nehmen die Neurochorde ein.

a. Nicht nervöse Bestandteile des Nervensystems.

Die äußere Hülle bedeckt sowohl das Oberschlundganglion, die Schlundcommissuren als auch das Bauchmark und erstreckt sich auch

über die peripheren Nerven. Sie stellt sich dar als eine feine, zarte, strukturlose, homogene, stark lichtbrechende Membran. Hin und wieder vermochte ich auch einzelne Kerne nachzuweisen von etwa 4,5 μ : 1,5 μ Größe. Diese waren flach, länglich und stark chromatinhaltig. Für diese Hülle, wie sie in fast gleicher Ausbildung bei den meisten Anneliden angetroffen wird, möchte ich den Namen Epineurium beibehalten, aber die Benennung »äußeres Neurilemm« vermeiden, da ich auch nicht die vielfach benutzte korrespondierende Bezeichnung »inneres Neurilemm« beibehalten will. Hierunter versteht man in der Literatur die bindegewebigen Bestandteile, welche die beiden Längsfaserzüge im Bauchmark umhüllen und zugleich, wie VEJDOVSKY angibt, das Neurochord von den nervösen Bestandteilen trennen.



Textfig. 3.
Lumbricus terrestis. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. etwa 107. *nch*, Neurochordröhre; *hs*, Horizontalseptum; *vs*, Verticalseptum.

Um nun die Bedeutung dieser Hüllen und Scheidewände besser beurteilen zu können, habe ich zum Vergleich noch andre Oligochäten herangezogen und zwar: *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus communis*, *Megascolex* (*Perichaeta*) *musicus*, *Perichaeta coerulea*, *Alma nilotica* und eine Polychäte *Eunice violacea*. Teils verdanke ich das Material der Vermittlung von Herrn Geheimrat EHLERS, teils der Freundlichkeit der Herren Professor MICHAELSEN (Hamburg) und EDWARD JACOBSON (Haag-Java). Ich möchte nicht versäumen auch diesen Herren meinen Dank abzustatten.

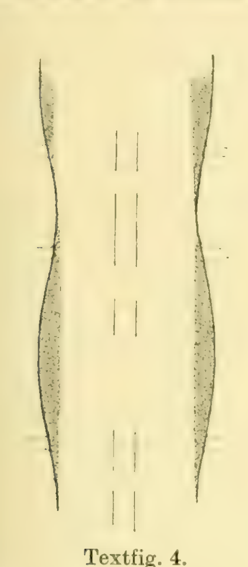
Fassen wir nun zuerst einmal einen mit DELAFIELDschem Hämatoxylin gefärbten Schnitt durch ein Connectiv des Bauchmarks von *Lumbricus terrestris* ins Auge, so erkennen wir im dorsalen Teile die drei Neurochordröhren (Textfig. 3). Darunter sehen wir die Querschnitte der beiden Connective. Diese sind getrennt von den Neurochorden durch eine stark blaugefärbte horizontale Scheidewand und unter sich durch zwei dorso-ventral verlaufende, ebenfalls dunkelblau gefärbte Lamellen einer Stützsubstanz. Der Zwischenraum zwischen diesen beiden ist erfüllt mit fibrillärer Substanz und bietet dasselbe Aussehen dar wie die Querschnitte der beiden Längsfaserzüge. Diese Lamellen treten an ihrem ventralen Ende in direkte Verbindung mit dem Epineurium und an ihrem dorsalen mit der horizontalen Lamelle,

dem VEJDOVSKYschen »inneren Neurilemm«. Schon PERRIER (Etudes sur l'Organisation des Lombriciens terrestres, 1881) hat diese Lamellen wenigstens in ihrem oberen Teile gesehen, wenn er schreibt: «De plus, les fibres en question (damit ist die Horizontallamelle verstanden) . . . . plongent dans la masse même du ganglion et constituent tout le long de son plan médian une cloison fibreuse, le séparent dans sa partie supérieure en deux moitiés symétriques». HALLER hat dann später im Jahre 1889 sich genauer mit der Textur des Centralnervensystems von *Lumbricus*-Formen beschäftigt und ihm sind diese Lamellen auch nicht entgangen, wenn er sie auch in ihrer ganzen Ausdehnung und Bedeutung nicht recht erkannt hat. So sagt er: »Die Neurogliahülle[1] sendet bei *Lumbricus* Fortsätze weder in das centrale Nervennetz, noch bildet sie . . . Umhüllungen um peripher gelegene Ganglienzellen . . . und somit findet sich, bei *Lumbricus* wenigstens, kein . . . Neuroglianetz innerhalb des Centralnervensystems vor . . . Solche Fortsätze (wie HALLER bei Polychäten beobachtete) kommen also nicht vor und mir sind bloß vier solche sehr auffallende bekannt geworden, die jedoch im Centralnervensystem sich nicht verästeln.« So beobachtete er, wie sich zwei solcher Fortsätze von der Wandung der mittleren Neurochordröhre nach unten und zwei andre von der Bauchmarkshöhle nach oben erstrecken und wie diese sich mit den ersten vereinigen. »Auf diese Weise kommt stellenweise in dem sonst einheitlichen Bauchmark medianwärts die Neurogliahülle zu einer doppelt septalen Bildung. Es handelt sich hier um sehr schmale Septen, die aber noch obendrein unterbrochen sein können. Diese Septen sind aber durchaus kurz und können bei genauer Betrachtung unmöglich als die medianen Teile einer bindegewebigen Separatscheide aufgefaßt werden. Außerdem ist die Stelle zwischen diesen zwei Septen, dort wo sie überhaupt sich vorfinden, nicht nur mit Commissurfasern, sondern auch mit allen übrigen nervösen Teilen des Bauchmarkes durchsetzt . . . An vielen Stellen fehlen aber diese Septen vollständig und an solchen Querschnitten wird die einheitliche Struktur des Bauchmarkes um so deutlicher.«

Diese Beobachtungen HALLERS habe ich nun mit Hilfe lückenloser Schnittserien weiter auszubeuten und damit zu berichtigen vermocht. Das Bauchmark von *Lumbricus terrestris* stellt sich dar als aus zwei bilateral-symmetrischen Längsfaserzügen bestehend, wie sie VIGNAL schon beobachtet hatte. Sie sind beide voneinander getrennt

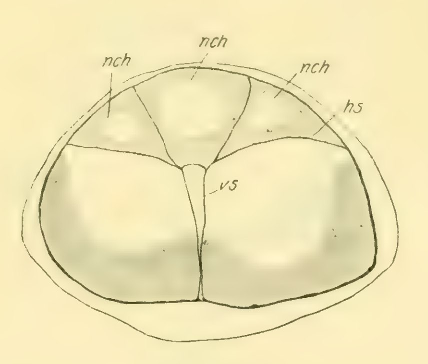
[1] Gemeint ist die von mir als Epineurium bezeichnete Hülle.

durch zwei die ganze Länge des Bauchmarkes durchziehende Septen, die sich ventral mit dem Epineurium und dorsal mit dem die Neurochordröhren abtrennenden Horizontalseptum in Verbindung setzen (Textfig. 4). Diese Verticalsepten laufen im Bereich der Connective in mehr oder weniger großem Abstand nebeneinander her; sie können sich stellenweise berühren, aber eine direkte Verschmelzung zwischen beiden habe ich niemals eindeutig beobachtet. Innerhalb des Ganglions laufen die Verticalsepten konvergent aufeinander zu, um, ehe sie zwischen den Ganglienzellen durchdringen, entweder ganz zu verschmelzen oder sehr dicht nebeneinander herzulaufen (Textfig. 5). Im ersteren Falle



Textfig. 4.

Lumbricus terrestris. Schema des Verticalseptenverlaufes im Bauchmark. Vergr. etwa 75.

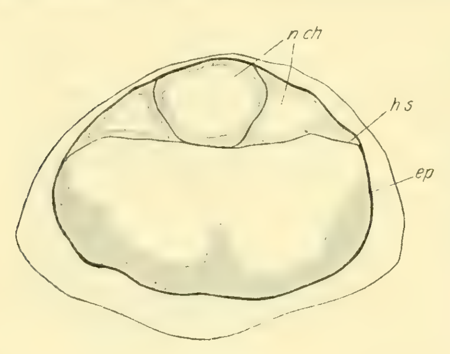


Textfig. 5.

Lumbricus terrestris. Querschnitt durch einen septenführenden Teil eines Bauchmarkganglions. Vergr. etwa 107. *nch*, Neurochordröhre; *hs*, Horizontalseptum; *vs*, Verticalseptum.

läßt sich nur ein ventraler Verschmelzungspunkt mit dem Epineurium beobachten; im zweiten aber deutlich zwei, da die Septen dann gewöhnlich in der Nähe ihrer Fußpunkte wieder etwas auseinander weichen. Sobald diese Septen in das vordere Ende der ganglionären Anschwellung eintreten, erleidet ihre Kontinuität eine Einbuße. Es treten nun eine Anzahl von Unterbrechungen auf. Diese Unterbrechungen haben, wie sich aus dem allmählichen Verschwinden der Septen auf Querschnitten erkennen läßt, wohl mehr oder weniger ovale Form. Im Bereich ihrer größten vertikalen Ausdehnung reichen diese »Fenster« ventral bis an das Epineurium und dorsal bis an das Horizontalseptum hinan und bringen so die Verticalsepten zu gänzlichem Verschwinden (Textfig. 6). Solche Bilder sind es, die das Bauchmark

von *Lumbricus terrestris* als ein einheitliches Gebilde, als welche es Haller auffaßte, erscheinen lassen. Untersucht man nun mit stärkeren und stärksten Vergrößerungen die Fasersubstanz im Bereiche der Fenster, so zeigt es sich, daß hier meist querverlaufende Faserzüge zu beobachten sind. Es sind also die, die beide Längsfaserzüge trennenden Lamellen oder Septen da unterbrochen, wo Quercommissuren innerhalb der aus zwei Ganglien verschmolzenen Anschwellung auftreten. Solche Quercommissuren stellte ich für *Lumbricus terrestris* drei fest (Textfig. 4). Die erste liegt kurz vor dem Austritt des ersten Nervenpaares, die zweite, von größerer Ausdehnung, liegt hinter dem ersten Nervenpaar und die dritte, die an Ausdehnung der ersten etwa gleichkommt, liegt kurz vor der Wurzel des zweiten Nervenpaares.



Textfig. 6.

Lumbricus terrestris. Querschnitt durch ein »Fenster« (Trema) des Bauchmarkganglions. Vergr. etwa 107. *nch*, Neurochordröhre; *hs*, Horizontalseptum; *ep*, Epineurium.

Der Zwischenraum zwischen den beiden Verticalsepten läßt innerhalb der Connective, wie oben schon erwähnt, meistens fibrilläre Substanz erkennen. Hin und wieder aber lagen in dem ventralen Teile Zellen eines lockeren Gewebes, vielleicht Bindegewebe. Nicht allzu selten finden sich in diesem Gewebe eine oder mehrere Ganglienzellen, die jedenfalls nur versprengt sind. Innerhalb des Ganglions wird der interseptale Raum nur von fibrillärer Substanz erfüllt. Friedländer bezeichnet die fibrilläre Substanz im interseptalen Raum als »medianen Nerv«, doch ist es nicht notwendig, daß dieser stellenweise unterbrochene dritte Strang überhaupt selbständige Bedeutung hat.

Das nun schon oben mehrfach erwähnte Horizontalseptum (Textfig. 3 u. 6) verhält sich in seiner Reaktion gegen Farbstoffe genau wie die Verticalsepten und ist als aus der gleichen Substanz bestehend anzusehen. Man darf nun nicht annehmen, daß dieses Septum, welches das ganze Bauchmark durchzieht, stets eine völlig horizontale Platte ist; vielmehr besteht es aus drei Teilstücken, den beiden äußeren, die die lateralen Neurochordröhren von der Fasermasse trennen und einem inneren, welches das mediane Neurochordrohr davon abschließt. Die drei Teilstücke liegen nahezu in einer Ebene an den Stellen, an

denen die Verticalsepten ganz oder nahezu ganz fehlen (Textfig. 6); etwas anders wird das Bild dort, wo diese auftreten (Textfig. 3; Taf. IX, Fig. 4). Hier bleiben die äußeren Teilstücke in ihrer alten Lage, jedoch das Mittelstück kann verschiedene Lagerungen einnehmen. Bald erscheint es nach unten zu vorgebuchtet, bald liegt seine Ansatzstelle an die verticalen Septen auf der einen Seite tiefer als auf der andern. Es ist nicht ausgeschlossen, daß zu solchen Unregelmäßigkeiten verschiedene Größenausbildungen der medianen Neurochordröhre Veranlassung geben. Ein stellenweises Fehlen des medianen Teiles des Horizontalseptums konnte ich nicht feststellen, wenn er auch hin und wieder auf den Querschnitten nicht ganz deutlich und scharf zu erkennen war. Dieser Umstand ist insofern von Bedeutung als HALLER angibt: »Unter der mittleren der größten dieser Fasern (Neurochordröhren) zieht ventralwärts, gegen das Nervengewebe zu eine dünne Brücke der Neurogliahülle von einer Seite zur andern hinüber. Verfolgen wir aber diese Abgrenzung vom centralen Nervengewebe auf den darauf folgenden Schnitten, so finden wir, besonders an Stellen der vorderen Ganglienanschwellungen des Bauchmarkes, wo die großen Nerven abtreten, daß diese Brücke fehlt. Leider habe ich nicht ermitteln können, ob solche Unterbrechungen der Neurogliahülle unter dieser Kolossalfaser regelmäßig in jeder Anschwellung des Bauchmarkes auftreten, oder ob sie auch in den Zwischenstücken desselben vorkommen und ob sie überhaupt eine regelmäßige Lage einhalten.« Die Horizontalsepten werden stellenweise durchdrungen von Abzweigungen aus den Neurochorden.

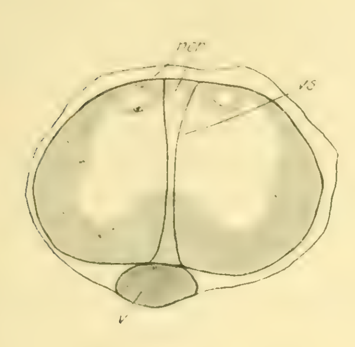
An den Stellen nun, wo die Verticalsepten zusammentreffen mit dem Horizontalseptum setzen sich dorsalwärts wieder zwei Septen an, die in ununterbrochener Folge die Länge des Bauchmarkes durchziehen und somit die drei Neurochordröhren voneinander trennen (Textfig. 3 u. 6). Sie treten an ihren oberen Enden in Verbindung mit dem Epineurium. Schon NANSEN und vor ihm auch VIGNAL hat sie in eben der Art gesehen und erwähnt, wenn er sagt: "Between the tubes may also be seen septa adhearing to the neurilem-sheath or perineurium, enveloping the ventral nerve-cord inside the muscular layers." HALLER (1910) faßt das Horizontalseptum und die dorsal davon gelegenen Verticalsepten als Abspaltungen des Epineuriums auf und seiner Auffassung nach liegen die Neurochorde dann innerhalb des Epineuriums.

Diese Septen, sowohl die verticalen als auch die horizontalen, die ich weder als inneres Neurilemm noch als aus Neuroglia bestehend

bezeichnen möchte, stellen sich bei Anwendung verschiedener Färbungen verschieden dar; immer aber stimmen sie in ihrem Aussehen mit dem Epineurium überein. Bei Anwendung von Delafieldschem Hämatoxylin zeigen sie die schon oben erwähnte dunkelblaue homogene Färbung. Ein wesentlich anderes Bild erhält man bei Anwendung der Weigertschen Kupferacetatmethode. Hierbei stellt sich das Epineurium und die inneren Lamellen dar als eine schwach bräunlich-gelb gefärbte Fasermasse. In dieser Grundsubstanz lassen sich nun noch deutlich schwarzgefärbte Fasern erkennen. Bei Verwendung von ganz starken Immersionsobjektiven (Winkels Fluoritsystem 1,8) schienen sich mir die Fasern aufzulösen in eine dichte Reihe von schwarz gefärbten Körnchen. Das eine ist damit wohl gezeigt, die Substanz der Septen besteht aus zwei nach Weigert verschieden reagierenden Komponenten. Bei dieser Methode ließen sich nun auch von den Verticalsepten und den äußeren Teilstücken des Horizontalseptums Ausläufer, die sich als feine schwarze Fasern oder Körnchenreihen darstellten, und die in die beiden Längsfaserzüge eintreten, um sich dort stark zu verästeln, deutlich erkennen (Taf. IX, Fig. 4). Stellenweise schließen solche Abzweigungen den Ganglienzellenbelag von den Längsfaserzügen ab, und begleiten die Ganglienzellenfortsätze in das Innere der Punktsubstanz. Dies tritt aber nicht mit der Häufigkeit und der Regelmäßigkeit auf wie bei andern Oligochäten, so daß ich bei *Lumbricus terrestris* nicht von einer trennenden Hülle zwischen Ganglienzellen und Fasersubstanz reden kann. Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß ich an einzelnen Stellen auch zwischen den Verticalsepten senkrecht dazu ausgespannte Lamellen beobachten konnte, die nach Weigert gefärbte schwarze Körnchen auf gelbbraunem Grunde zeigten.

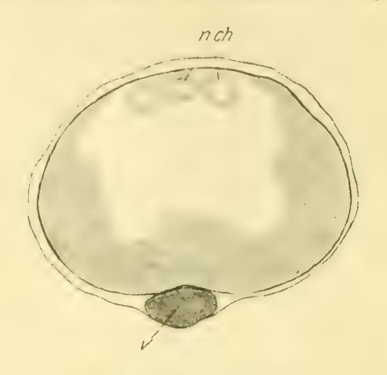
Ich möchte nun die Septen mit ihren Verzweigungen und feinsten Verästelungen, die man sich immer als senkrecht zur Querschnittsebene stehende Platten von größerer oder geringerer Ausdehnung denken muß, als ein Stützgerüst für das Bauchmark aufgefaßt wissen, das aus einer Stützsubstanz besteht, die denselben Bau wie das Epineurium und wie sie damit in Zusammenhang tritt vielleicht auch denselben Ursprung hat. In diesem Verhalten erinnert das Bauchmark von *Lumbricus terrestris* ganz an die Bilder, wie sie Hermann und dann später Schultze von dem gefächerten Bau im Innern der Neurilemmscheiden von *Hirudo medicinalis* gibt und auch an den ganz analogen Bau der Fühlernerven von *Helix pomatia*, wie ihn ebenfalls Schultze abgebildet hat.

Bei *Lumbricus communis* gestalten sich die Verhältnisse nun bedeutend einfacher. Das Horizontalseptum kommt hier ganz in Wegfall und es treten nur zwei das ganze Bauchmark durchziehende Verticalsepten auf. Diese treten an der ventralen und dorsalen Fläche des Bauchmarkes mit dem Epineurium in Zusammenhang (Textfig. 7). Die Septen erscheinen sehr dünn und lassen sich auch in den mit Delafieldschem Hämatoxylin, das bei *Lumbricus terrestris* so günstige Resultate gab, gefärbten Schnitten nicht immer leicht erkennen. Dazu kommt noch, daß oft nur sehr undeutliche Unterbrechungen der Tremata (Fenster) (Textfig. 8) auftreten, was das Aufstellen eines Verlaufsschemas (Textfig. 9) sehr erschwerte. Auch hier bei *Lumbricus communis* erstrecken sich die Septen ohne Fensterung durch die Connective hindurch. Das erste Fenster beginnt etwa in der Höhe des ersten auftretenden Nervenpaares und erstreckt sich durch das erste Drittel des Ganglions. Es folgt nun wieder eine septale Strecke, die oft nur auf wenigen Schnitten deutlich zu erkennen ist. Der folgende Teil der ganglionären Masse zeigt dann wieder ein Fenster von erheblicher Ausdehnung. Hinter diesem laufen die Septen an dem austretenden zweiten Nervenpaare vorbei



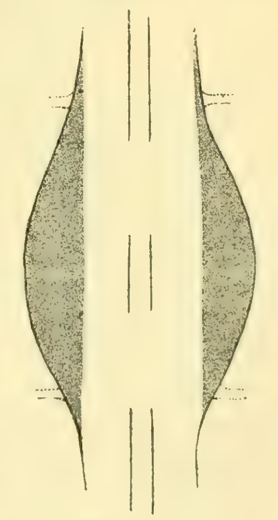
Textfig. 7.

Lumbricus communis. Querschnitt durch ein Bauchmarksganglion. Vergr. etwa 240. *nch*, Neurochord; *vs*, Verticalseptum; *v*, Blutgefäß.



Textfig. 8.

Lumbricus communis. Querschnitt durch eine septenlose Stelle (Trema) im Bauchmarksganglion. Vergr. etwa 240 *nch*, Neurochordröhre; *v*, Blutgefäß.

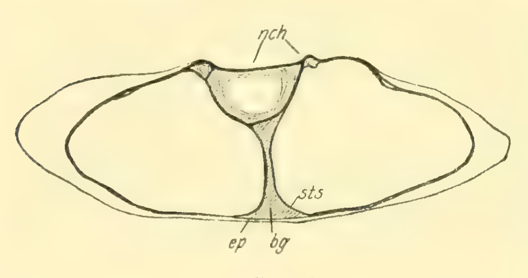


Textfig. 9.

Lumbricus communis. Schema des Verticalseptenverlaufes im Bauchmark. Vergr. etwa 150.

und erstrecken sich ohne Unterbrechung durch die Connectivstrecke des Bauchmarkes. Während ich nun die Gestalt der Fenster für *Lumbricus terrestris* als mehr oder weniger oval feststellte, indem die Unterbrechungen der Septen in den mittleren Teilen klein anfangen und allmählich an Weite zunehmen, erfolgt hier das Verschwinden der Septen ganz plötzlich und ebenso wieder ihr Auftreten. Ich schließe daraus, daß die Fenster hier eine mehr rechteckige Gestalt haben.

Die Struktur der Septen läßt sich als faserig deutlich erkennen und zwischen den einzelnen Fasern liegen zahlreiche Kerne. Diese, die in gleicher Ausbildung auch in dem Epineurium auftreten, sind rundlich bis lang gestreckt. Ihre Größe variiert zwischen etwa 3 μ : 3 μ und etwa 7 μ : 1,5 μ. Sie zeigen in ihrem Innern eine dichte Anhäufung von Chromatinkörnchen. Ob hier bei *Lumbricus communis* ein ähnliches Stützsubstanzgerüst innerhalb der beiden Längsfaserzüge vorhanden ist wie bei *Lumbricus terrestris* und ob es dann eine ähnlich weitgehende Verzweigung erleidet wie dort, kann ich nicht entscheiden. Eine grobe Verzweigung mag wohl vorhanden sein, denn oftmals beobachtete ich innerhalb der Fasermasse Züge von Kernen, von denen die einzelnen ganz den Stützsubstanzkernen an Gestalt, Größe und Chromatinstruktur gleichen.



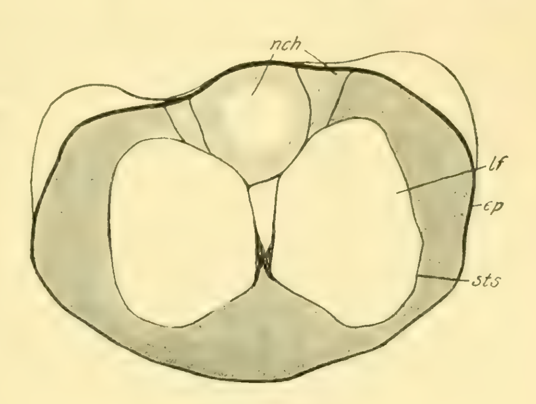
Textfig. 10.

Alma nilotica. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. etwa 240. *nch*, Neurochordröhre; *bg*, Bindegewebe; *sts*, Stützsubstanzhülle; *ep*, Epineurium.

Bei *Alma nilotica* Grube liegen die Verhältnisse in der Anordnung der Stützsubstanzen ähnlich wie bei *Lumbricus terrestris*. Das Bauchmark, das auch hier von dem Epineurium als Ganzes umhüllt wird, zerfällt in zwei Längsfaserstämme. Diese sind jeder für sich in eine besondere Hülle eingeschlossen und dadurch voneinander gesondert. Ich kann hier also nicht mehr von Stützsubstanzsepten reden, sondern nur mehr noch von Stützsubstanzhüllen. Diese Hüllen liegen im Bereich der Connective dem Epineurium dicht an und können auch ganz damit verschmelzen (Textfig. 10). In der ganglionären Anschwellung heben sie sich mehr und mehr von ihm ab, bis sie im centralen Teile des Ganglions ganz frei durch das Bauchmark verlaufen (Textfig. 11). Sie sind dann von dem Epineurium durch die Ganglionzellenschicht getrennt. An ihrer inneren Seite können die Faserzüge so eng

zusammen zu liegen kommen, daß sich die Hüllen direkt berühren. Niemals konnte ich aber innerhalb der Connective eine Verschmelzung beobachten. Der interseptale Raum enthält in seinem dorsalen Teile fibrilläre Substanz und im ventralen Teile ein lockeres Füllgewebe. Im Ganglion tritt kurz vor dem Auseinanderweichen der medianen Teile der Stützsubstanzhülle eine eigentümliche Lockerung in einzelne Fasern ein und damit geht Hand in Hand eine Verfilzung der beiden Hüllen. Es wird so ein interseptaler Raum, der mit Fasermasse erfüllt ist, von den Ganglienzellen abgeschnürt.

Ein horizontales Septum ist bei *Alma* wohl vorhanden, aber nur als das Analogon des Mittelstückes des Horizontalseptums von *Lumbricus terrestris*. Es stellt eine Brücke zwischen den beiden Stützsubstanzhüllen der Längsfaserzüge her. Die Lage dieses horizontalen Septums ist sehr verschieden und ist bedingt durch die Ausdehnung des medianen Neurochordrohres, das auf ihm ruht. Seine tiefste Lage beobachtete ich etwas unterhalb der Mitte des Bauchmarkes.



Textfig. 11.

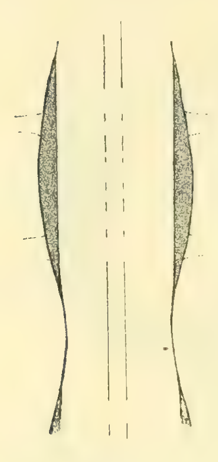
Alma nilotica. Querschnitt durch eine septenführende Stelle im Bauchmarksganglion. Vergr. etwa 240. *nch*, Neurochordröhre; *ep*, Epineurium; *lf*, Längsfaserzug; *sts*, Stützsubstanzscheide.

Es verläuft auch nicht immer ganz streng genommen horizontal.

Es treten nun noch zwei bzw. vier kleine verticale Septen auf, je nachdem wir einen Schnitt durch das Connectiv oder das Ganglion ins Auge fassen. Diese Septen trennen einmal die beiden Lateral-Neurochordröhren von dem medianen und dann aber auch noch von der Ganglienzellenschicht. Sie entspringen alle den Hüllen der beiden Faserzüge und treten in Verbindung mit dem Epineurium. Im Bereich des Bauchmarkconnectivs fallen die äußeren beiden der vier Septen fort, da hier die Stützsubstanzhüllen der Längsfaserzüge dorsal mit dem Epineurium verschmelzen und dadurch die aus Stützsubstanz bestehende allseitige Scheide um die Lateralneurochordröhren geschlossen wird.

Gerade wie bei *Lumbricus* die verticalen Septen, so sind auch bei

Alma nilotica die diesen analogen Teile der Stützsubstanzhüllen der Längsfaserzüge durch Fenster oder Tremata unterbrochen. Die Zahl derselben beläuft sich im Ganglion auf sieben und sie sind hier von mehr oder weniger ovaler Gestalt. Innerhalb der Connective sind keine Tremata vorhanden. An welchen Stellen sie sich befinden, geht aus dem beigefügten Schema wohl deutlich genug hervor (Textfig. 12). Außer diesen Tremata befinden sich innerhalb der ganglionären Anschwellungen auch an den übrigen Teilen der Stützsubstanzhüllen zahlreiche feine Durchbrechnugen, um den Ausläufern der Ganglienzellen Durchtritt zu verschaffen. Man muß sich an diesen Stellen wohl die Hülle förmlich perforiert vorstellen. Auch hier findet sich im Innern der Punktsubstanz ein verzweigtes Stützsubstanzgerüst, das seinen Ursprung aus der Stützsubstanzhülle nimmt. Das Vorhandensein läßt sich feststellen durch das Auftreten von Kernen innerhalb der Punktsubstanz, die mit denen der Stützsubstanz übereinstimmen, anderseits lassen sich auch direkte Abzweigungen aus der Hülle erkennen. Die Struktur der Stützsubstanz ist faserig und läßt nicht allzu selten Kerne beobachten, die denen des Epineuriums gleichen. Sie haben eine mittlere Größe von etwa 10 μ : 2,5 μ, sind also langgestreckt, schwach bohnenförmig gebogen und führen körniges Chromatin.

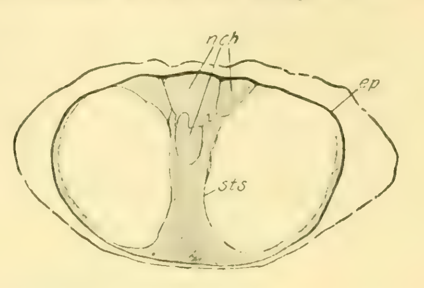


Textfig. 12.

Alma nilotica. Schema des »Verticalseptenverlaufes« (= central gelegene Teile der Stützsubstanzscheiden) im Bauchmark. Vergr. etwa 100.

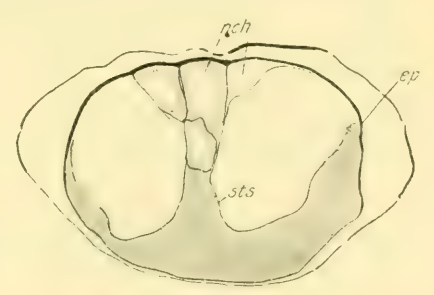
Megascolex musicus v. Horst. Was ich bei dieser Form über die neurale Stützsubstanz zu sagen habe, deckt sich im allgemeinen mit dem, was Beddard über eine nahe verwandte Art, *Pleurochaeta Moseleyi*, aussagte und abbildete. Bei dieser Form sind die beiden Längsfaserzüge auch durch zwei sie allseitig umschließende Stützsubstanzscheiden getrennt. Tremata konnte ich auf Längsschnitten sicher zwei feststellen, die jeweils am Ende oder Anfang der Ganglien lagen. Sie sind ventral gelegen und nehmen etwa ein Viertel des Bauchmarkes ein. Auf Längsschnitten erkannte ich dann noch zahlreiche kleinere Tremata, deren Lage ich nicht genau feststellen konnte. Leider war nämlich bei dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar innerhalb der Faser- und Ganglienzellenmasse zahlreiche beschalte Gregarinensporen zu beobachten, die weitgehende Umgestaltungen hervorgerufen

hatten. Perforiert sind die Scheiden in den ganglionären Teilen, um die Ganglienzellenfortsätze durchzulassen. Ähnlich wie bei *Alma nilotica* legt sich die Hülle oft dicht an das Epineurium an und verschmilzt auch stellenweise ganz damit. Im Bereiche des Connectivs nehmen die beiden Faserzüge die ganze dorso-ventrale Ausdehnung des Bauchmarkes ein (Textfig. 13). Innerhalb der Ganglienanschwellung werden sie im ventralen Teile ersetzt durch die Ganglienzellen. Diese fassen weit über die Hälfte des Bauchmarkes nach oben herum und gestatten so den Faserzughüllen nur sich in ihrem obersten Teile an das Epineurium anzulegen bzw. damit zu verschmelzen (Textfig. 14).



Textfig. 13.

Megascolex musicus. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. etwa 77. *nch*, Neurochordröhren; *sts*, Stützsubstanzscheide; *ep*, Epineurium.



Textfig. 14.

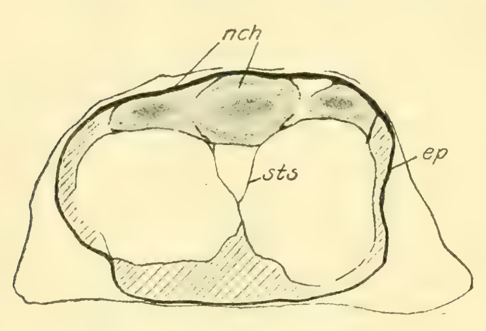
Megascolex musicus. Querschnitt durch ein Bauchmarksganglion. Vergr. etwa 77. *nch*, Neurochordröhren; *sts*, Stützsubstanzscheide; *ep*, Epineurium.

Durch den Umstand, daß also sowohl in den Connectiven als auch in den Ganglien die Stützsubstanzscheide der Längsfaserzüge mit dem Epineurium in direkte Verbindung tritt sind zur Abtrennung der drei nebeneinander liegenden Neurochordröhren nur zwei Verticalsepten notwendig, die sich je eines zwischen das mediane und laterale Rohr einschieben. Diese Verticalsepten gehen dorsal aus von dem Epineurium und setzen sich in Verbindung entweder mit den mehrfach erwähnten Stützsubstanzscheiden oder mit einem zwischen diesen sich ausspannenden Horizontalseptum. Dieses ist hier von sehr unregelmäßig gewellter Beschaffenheit. Das Horizontalseptum bildet zu gleicher Zeit die dorsale Wand einer kleinen dritten, median gelegenen Stützsubstanzscheide, die ein viertes Neurochordrohr umschließt (Textfig. 13 u. 14).

An der Ansatzstelle des Horizontalseptums an die Stützsubstanzscheide der Fibrillenzüge beobachtete ich des öfteren Abzweigungen der Stützsubstanz nach dem Innern. Ähnliche Verzweigungen, wenn auch feinerer Art, fanden sich auch sonst noch am inneren Umfange

der Scheiden. Der Raum zwischen den Scheiden ist, soweit er nicht von dem vierten Neurochordrohr erfüllt ist, im Ganglion mit Ganglienzellen, in den Connectiven mit bindegewebiger lockerer Zellmasse erfüllt.

Die Struktur sowohl des Epineuriums als auch der inneren Stützsubstanz zeigte hier bei Färbung mit Delafieldschen Hämatoxylin ein feines zelliges oder besser wabiges Gefüge. Nach der inneren Seite des Epineuriums zu nahmen die kreisförmig erscheinenden Waben darin merklich an Größe zu. Kerne vermochte ich nur in der Stützsubstanz zu erkennen, nicht aber solche direkt im Epineurium. Hier und da liegen kleine kernartige Gebilde der Innenwand des Epineuriums an, doch will ich über ihre Zugehörigkeit kein abschließendes Urteil fällen. Die Kerne der Stützlamellen sind schwach bohnenförmig gekrümmt und haben eine mittlere Länge von etwa 4 μ und eine Breite von etwa 2 μ. Das Chromatin liegt sehr dicht, läßt sich aber immer noch als aus kleinen Körnchen bestehend erkennen.



Textfig. 15.

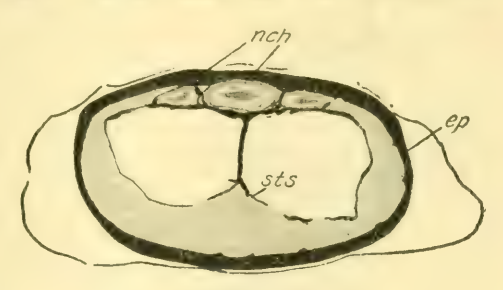
Perichaeta coerulea. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. 116. *nch*, Neurochordröhren; *sts*, Stützsubstanzscheide; *ep*, Epineurium.

Die letzte von mir zum Vergleich herangezogene oligochäte Form war *Perichaeta coerulea.* Gerade wie bei der vorher beschriebenen nahe verwandten Art sind auch hier die beiden Längsfaserzüge durch die Connective sowohl als auch durch die Ganglien durch Stützsubstanzscheiden voneinander getrennt. Die Zahl der Tremata innerhalb eines Ganglions ist eine sehr große, und habe ich bei dem nicht gerade glänzend fixierten Exemplare, das mir zur Verfügung stand, keine Gesetzmäßigkeit festzustellen vermocht. Einige Modifikationen im Verhalten der Scheiden unter sich und zu dem Epineurium sind noch zu erwähnen. Nur sehr selten legt sich die Scheide so dicht an das Epineurium an, daß man von einer direkten Berührung oder gar Verschmelzung reden könnte. Innerhalb der Connective sind die beiden Längsfaserscheiden gewöhnlich voneinander getrennt, obwohl es auch hier und da einmal zu Berührungen kommen kann (Textfig. 15). Im centralen Teil des Ganglions jedoch lagern sie sich so dicht zusammen,

daß hier nur noch eine median verlaufende Trennungswand vorhanden ist (Textfig. 16). In die Punktsubstanz sendet auch hier die Stützsubstanzscheide Abzweigungen aus und es wird so ein inneres Stützgerüst gebildet, in dem die Nervenfaserbündel verlaufen. Verticalsepten zur Abgrenzung der Neurochordröhren sind vier vorhanden, die sich dorsal mit dem Epineurium und ventral mit den Längsfaserzugscheiden in Verbindung setzen. In den Teilen des Bauchmarkes (hauptsächlich Connectiven), in denen die Stützsubstanzscheiden sich nicht berühren, tritt unter dem medianen Neurochord ein kleines Horizontalseptum auf.

Die Struktur der Stützsubstanz des Epineuriums ist auch hier wabig, wenn ich auch ein Anwachsen der Waben nach der Innenseite zu hier nicht feststellen konnte. Kerne habe ich keine beobachtet.

Bei *Branchiura Sowerbyi* stieß ich bei der Feststellung und Untersuchung der Stützsubstanz des Bauchmarkes insofern auf Schwierigkeiten, als die sonst stets mit gutem Erfolg angewandte Färbungsmethode mit DELAFIELDschem Hämatoxylin mich hier gänzlich im Stich ließ. Ich versuchte daher einmal die Färbung mit BLOCHMANNscher Farblösung. Hier vermochte ich die Stützsubstanz sowohl wie das Epineurium von dem homogen blaßgrün gefärbten Bauchmark nur durch die erhöhte Lichtbrechung zu erkennen. Es ist diese Erkennungsweise aber wohl nicht immer ganz eindeutig, da vielfach hellere, stärker glänzende Züge im Bauchmarksquerschnitt auftraten, die sich schließlich doch als Kunstprodukte erwiesen. Endlich gelang es mir durch Überfärbung mit Eosin in 90%igem Alkohol und nur kurzem Ausziehen in 96%igen Alkohol die gröberen Stützsubstanzzüge kenntlich zu machen. Doch auch bei dieser Methode mußte ich immer noch zur Erkennung stärkste Vergrößerung anwenden.

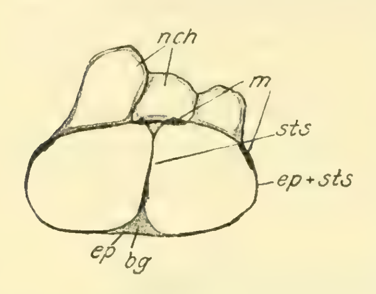


Textfig. 16.

Perichaeta coerulea. Querschnitt durch ein Bauchmarksganglion. Vergr. 116. *ep*, Epineurium; *nch*, Neurochordröhren; *sts*, Stützsubstanzscheide.

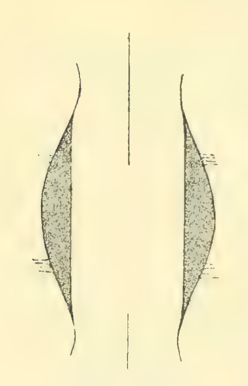
In den Connectiven zeigen sich die beiden Längsfaserzüge umscheidet von einer Stützsubstanzhülle. Die beiden Hüllen oder Scheiden können in der Medianebene mehr oder weniger dicht zusammenstoßen und verschmelzen dann in der Regel zu einem senkrechten Septum

oder einer Lamelle (Textfig. 17). Eine solche Verschmelzung findet auch mit dem Epineurium an den seitlichen und ventralen Randpartien statt. An der dorsalen Seite ist fast immer ein Auseinanderweichen der Mittelpartien der beiden Stützsubstanzscheiden zu beobachten. Hier lagern sie sich dicht an ein typisches Horizontalseptum an. Dieser Aufbau der Stützsubstanz setzt sich vom Connectiv aus in den vorderen Teil des Ganglions fort bis unmittelbar hinter den Austritt des ersten aufsteigenden Nervenpaares. Im ganzen weiteren Verlauf der Hüllen im Ganglion konnte ich die medianwärts gelegenen Teile nicht mehr erkennen, ein großes Trema ist an ihre Stelle getreten (Textfig. 18). Zu Anfang und zu Ende dieses Fensters gehen zwei Quercommissuren von einem Längsfaserzug zum andern. Zwischen beiden ließen sich sonst nur längslaufende Fasern auch innerhalb des Tremas feststellen.



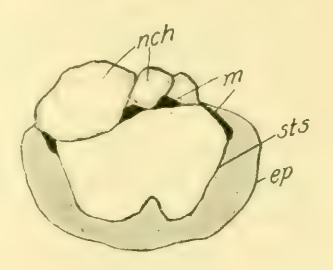
Textfig. 17.
Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. 530. *bg*, Bindegewebe; *ep*, Epineurium; *m*, Muskelzüge; *nch*, Neurochordröhre; *sts*, Stützsubstanzscheide.

Infolge des Ganglionzellenbelags treten nun in dem Verhältnis von Stützsubstanz zu Epineurium Modifikationen ein. Die Längsfaserscheide hebt sich ventral und lateral mehr und mehr von dem Epineurium ab und bleibt schließlich nur noch in den dorsalen seitlichen Randpartien in inniger Berührung bzw. Verschmelzung mit ihm. Es erscheinen also innerhalb des Ganglions hier die beiden Faserzüge von einer gemeinsamen Scheide umschlossen, jedoch deutet eine mehr oder weniger weit aufsteigende mediane Einziehung auf der ventralen Seite die Trennung der beiden Züge an (Textfig. 19). Diese Verhältnisse stellte ich in derselben Weise auch in den letzten sehr verkürzten Ganglien fest. Die Fortsätze der Ganglienzellen dringen auch hier durch feine Öffnungen in der Hülle in die Faserzüge ein. Ob innerhalb dieser sich ein verzweigtes Stützsubstanzgerüst befindet, wie z. B. bei *Lumbricus terrestris*, kann ich mit absoluter Sicherheit nicht feststellen, doch scheinen einige Querschnitte, die ich durch ein mit denatu-



Textfig. 18.
Branchiura Sowerbyi. Schema des »Verticalseptenverlaufes« im Bauchmark. Vergr. etwa 100.

riertem Spiritus behandeltes Segment ausführte, dafür zu sprechen, in dem darin gewisse Faserzüge länger der Maceration widerstanden. Kerne habe ich in den medianen Teilen der Stützsubstanzscheiden innerhalb der Connective nie beobachten können, doch traten im Bereich der Ganglien in der Stützsubstanz solche auf. Dort lagern sowohl in dem Horizontalseptum als auch in den die Ganglienzellen abtrennenden Teilen der Längsfaserhüllen Kerne von langgestreckter bohnenförmiger Gestalt und einem Größenverhältnis von etwa 7 μ : 3 μ. Sie erscheinen mit DELAFIELDschem Hämatoxylin sehr dunkel gefärbt infolge ihres dichten körnigen Chromatininhaltes. Innerhalb der Schlundcommissuren und des Oberschlundganglions beobachtete ich keine septalen Stützsubstanzbildungen. Im Ganglion zeigt sich nur die Fasermasse in eine Stützsubstanzhülle gefaßt, also damit die Ganglienzellenschicht von ihr abgetrennt.



Textfig. 19.

Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch das Trema im Bauchmarksganglion. Vergr. 530. *ed*, Epineurium; *m*, Muskelzüge; *nch*, Neurochordröhren; *sts*, Stützsubstanzscheiden.

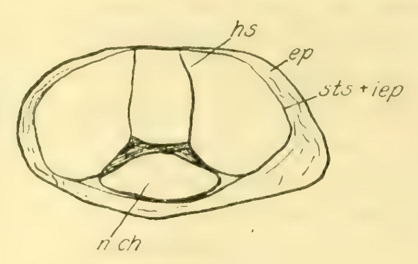
Im Laufe dieser vergleichenden Untersuchung machte mich Herr Geheimrat EHLERS auf eine Beobachtung aufmerksam, die er schon in den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts an der Polychäte *Eunice Harassii* gemacht hatte. Er unterschied damals in dem Bauchmark der *Eunice* dreierlei nervöse Bestandteile, die von außen nach innen gehend sich darstellten als die Ganglienzellen, die Faserschicht und die Punktsubstanz. Er machte nun weiter folgende Beobachtung: »Innerhalb des aus diesen Elementen zusammengesetzten Nervenknotens sieht man auf den senkrechten Querschnitten scheinbare Scheidewände von der Bauchfläche her durch ihn hindurch gegen die Pigmentbedeckte Rückenfläche aufsteigen und in seinem Innern fachartige Räume abgrenzen. Das was als Scheidewand erschien, erweist sich als ein von unten nach oben durch die Dicke des Nervenknotens aufsteigender Faserstrang . . . Gegen die Bauchfläche hin verfolgt man den Strang bis in die Nähe der Faserschicht, seine einzelnen Fasern stimmen mit den Fasern dieser Schicht überein, doch habe ich nicht entscheiden können, ob zwischen diesen durchsetzenden Strängen in der Faserschicht ein Zusammenhang besteht oder ob die Stränge innerhalb dieser Punktsubstanz wurzeln. Auf der Rückenfläche tritt der Strang aus der Punktsubstanz hervor, durchbricht die Faser-

schicht . . . und entzog sich innerhalb der Pigmentdecke der weiteren Verfolgung.« EHLERS suchte nun diese Faserzüge zu deuten und kam zu zwei Möglichkeiten: ». . . nach dem Aussehen zu urteilen, möchte ich sie für die Wurzeln von Nerven halten, allein ihre Richtung ist mir befremdlich . . . Eine zweite Ansicht ist die, daß diese Stränge mit dem Neurilemm zusammenhängen, bindegewebiger Natur sind und eine Scheidung im Innern der Nervencentren sich vollzieht.« Diese letzte Erklärung schien mit meinen Befunden bei Oligochäten zusammenzutreffen und bewog mich auch noch eine *Eunice* in den Untersuchungskreis einzuschließen. Ich erhielt einige Exemplare von *Eunice violacea* aus Neapel, die in Sublimat und Alkohol 70%ig bis 90%ig konserviert waren. Ehe ich nun meine Befunde mitteilte, die sich rein anatomisch mit den von EHLERS gemachten decken, möchte ich kurz den Bau des Bauchmarkes von *Eunice* anführen.

Das Bauchmark wird in seiner Gesamtheit umhüllt von dem Epineurium. Dieses hat einen differenzierteren Bau als bei den betrachteten Oligochäten. Die Hauptmasse besteht aus einem lockeren Gewebe, das sich leider bei den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren nur selten einigermaßen gut erhalten hat. Nach außen wird diese Zellmasse abgegrenzt durch einen deutlichen faserigen Randsaum, nach innen zu lagert ein ähnlicher, doch ist dieser feiner als der äußere. Die austretenden Nerven (es sind hier drei, von denen der mittlere sich gleich nach dem Austritt gabelt in einen auf- und einen absteigenden Ast) werden durch die Epineuriumschicht hindurch von dem inneren Randsaum umhüllt, dann aber im weiteren Verlaufe von den nun verschmolzenen inneren und äußeren. Die lockere Zellmasse des Epineuriums ist nichts andres, als was HALLER mit der Benennung »epineurales Netz« bezeichnete. Im Bereich der Connective beschränkt sich das Epineurium dorsal auf die beiden Randsäume ganz und reduziert sich ventral und lateral ebenfalls sehr. Am stärksten ist seine Ausbildung innerhalb des Ganglions. Auf den inneren epineuralen Randsaum folgen nun die eigentlich nervösen Bestandteile des Bauchmarkes, Ganglienzellen und Punktsubstanz oder Längsfaserzüge. Das Epineurium in seiner Dreiteilung erstreckt sich auch über die Schlundcommissuren und auf den hintersten Abschnitt des Oberschlundganglions.

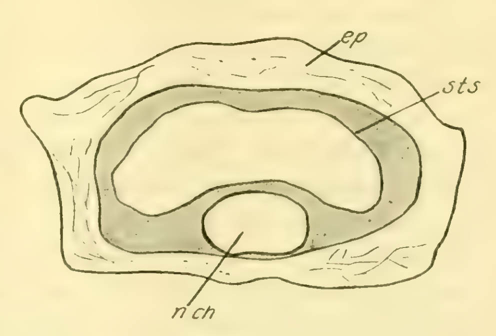
Innerhalb des eigentlichen Bauchmarkes lassen sich nun ganz ähnliche Stützsubstanzscheiden und Septen erkennen wie bei den Oligochäten. So ist die Punktsubstanz oder die Fasermasse in ihrer Gesamtheit umschlossen von einer Stützsubstanzscheide. Diese legt

sich innerhalb der Connective an den inneren Randsaum des Epineuriums dicht an und verschmilzt auch wohl mit ihm (Textfig. 20). Im Ganglion dagegen hebt sie sich in ihrer ventralen und lateralen und dorsalen Teilen davon ab; in dem so entstehenden Hohlraum liegen die Ganglienzellen (Textfig. 21). Von den innerhalb des Connectives auf die verschmolzenen Randsäume beschränkten dorsalen Epineurium ziehen auf Querschnitten zwei Faserzüge durch die Masse des Bauchmarkes abwärts, um oberhalb des ventral im Epineurium gelegenen von Ehlers als Centralcanal bezeichneten Rohres mit dem ventralen inneren Randsaum zu verschmelzen (Textfig. 20). Diese als Faserzüge erscheinenden Gebilde sind nichts weiter als die Homologa der zwei Verticalsepten, wie wir sie bei *Lumbricus terrestris* auftreten sahen. Sie erstrecken sich ohne Unterbrechung durch die Connective bis kurz hinter den Beginn der ganglionären Anschwellung. Hier finden sie eine Unterbrechung durch ein erstes Trema. Dieses ist nur sehr kurz; bei den von mir untersuchten Segmenten des mittleren Bauchmarkes von etwa 300 μ Länge ungefähr 5 μ. Innerhalb des Ganglion finden sich außer diesem kleinen Trema noch zwei etwa gleich große, die unter sich und von dem ersten Trema durch septale Strecken von ganz geringer Ausdehnung getrennt werden. Innerhalb des zweiten Tremas liegt der Austritt des ersten einfachen Nervenpaares; in der ersten Hälfte des dritten liegen die Wurzeln des Doppelnervenpaares. Hinter diesem dritten Trema setzen sich die Septen dann ohne Unterbrechung durch den Rest des Ganglion und die darauf folgenden Connective



Textfig. 20.

Eunice violacea. Querschnitt durch ein Bauchmarksconnectiv. Vergr. 120. *ep*, Epineurium; *hs*, Horizontalseptum; *iep*, innerer Randsaum von *ep*; *nch*, Neurochordröhre; *sts*, Stützsubstanzscheide.



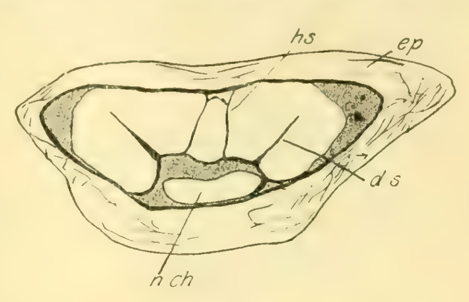
Textfig. 21.

Eunice violacea. Querschnitt durch ein Trema des Bauchmarksganglion. Vergr. 120. *ep*, Epineurium; *nch*, Neurochordröhre; *sts*, Stützsubstanzscheide.

fort. Besonders auffallend ist, daß sich an einer besonderen Stelle, nämlich kurz vor dem Anfang des Bauchmarkganglions die Septen auf eine sehr kurze Strecke durch den Epineuriumbelag fortsetzen, um mit den äußeren Randsaum in Verbindung zu treten. Diese Beobachtungen stimmen mit den von EHLERS gemachten, oben angeführten, überein und lassen wohl seine zweite Deutung als zu Recht bestehen.

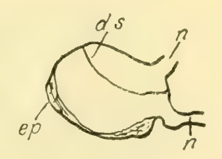
Ein typisches Horizontalseptum tritt bei *Eunice* nicht auf; zu beobachten ist nur das Verhalten des inneren epineuralen Randsaumes bzw. der Stützsubstanzscheide innerhalb der Connective zwischen den beiden verticalen Septen. Dort entwickelt sich der Randsaum in größerer Breite und erstreckt sich mehr oder weniger hoch zwischen den beiden Septen aufwärts. Der Raum oberhalb dieser aufgefaserten Stützsubstanz zwischen den beiden Verticalsepten ist erfüllt mit einer nervösen Fasermasse, die der der beiden Längsfaserzüge völlig im Aussehen gleicht (Textfig. 20). Auch hier braucht dieser streckenweise auftretende dritte Längsfaserzug keine selbständige Bedeutung zu haben, wie PRUVOT es auffaßt, wenn er sagt: «La substance centrale est ici formée de trois cordons parallèles, accolés». Sowohl von den Septen als auch von der Stützsubstanzscheide erstrecken sich nun in das Innere der Faserzüge zahlreiche Lamellen oder Platten und stellen, da sie sich wiederum verzweigen und spalten, ein weitgehendes Stützgerüst dar für die einzelnen Nervenfasern und Nervenfaserbündel. In den vorderen Connectiven tritt besonders je ein starkes Septum in jedem Faserzug auf. Dieses Septum nimmt seinen Ursprung aus der Stützsubstanzscheide und zwar etwa in der Mitte zwischen dem Fuß der Vertikalsepten und dem Punkte, an dem sich Stützsubstanzscheide und innerer epineuraler Randsaum von der Wand des Centralkanals abheben. Es erstreckt sich etwa unter einem Winkel von 45° in den Faserzug hinein, ohne aber stets die jenseitige Stützsubstanz zu erreichen. Es tritt also nicht immer als vollständiges Septum auf. Seiner Richtung wegen möchte ich es als ein Diagonalseptum bezeichnen (Textfig. 22). Wie schon erwähnt, tritt es nur im Bereich der Connective der Vorderregion auf. Dieser Umstand ist insofern wichtig, als auch in den beiden Schlundcommissuren Diagonalsepten auftreten (Textfig. 23). Während die vorher beschriebenen in den Faserzügen von links unten nach rechts oben verliefen, ziehen die Diagonalsepten der Schlundcommissuren von rechts unten nach links oben auf Querschnitten. Dieser Umtausch in der Richtung des Septums ist nur ein scheinbarer und wird hervorgerufen durch den Richtungswechsel der Faserzüge. Diese laufen im Bauchmark horizontal, in den Schlundcommissuren aber

stark nach oben steigend. Man kann also die Diagonalsepten der Schlundcommissuren als Fortsetzungen der in den vorderen Connectiven des Bauchmarkes auftretenden auffassen. Orientieren lassen sie sich am besten nach dem Austritt der Nervenpaare. Ich beobachtete solcher auf jeder Seite vier. Denkt man sich die ganze Länge der Commissuren in etwa 25 gleiche Teile geteilt, so entspringen die von ihr abgehenden Nervenpaare vom Unterschlundganglion an gerechnet etwa auf den Teilpunkten 2, 5, 13, 16. Das Septum beginnt zwischen dem dritten und zweiten Nervenpaar und zwar etwas vor der Mitte und reicht von da ohne Unterbrechung bis kurz vor den Eintritt in das Oberschlundganglion. Im allgemeinen ist die vom Septum abgetrennte ventrale Partie des Faserzuges die größere (Textfig. 23). Die Nervenpaare entspringen nun so, daß die Wurzeln je eine aus dem ventralen und eine aus dem dorsalen Abschnitte ihren Austritt nimmt. Einer Modifikation möchte ich noch Erwähnung tun. Es kann sich nämlich in der Mitte des Diagonalseptums noch ein Radialseptum abspalten. Eine solche Abspaltung beobachtete ich vom dritten Nervenpaar bis in die Mitte zwischen Nerv II und I, und dann wieder vom ersten Nerven an, allerdings nur eine sehr kurze Strecke nach dem Centralganglion hin. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit läßt sich wohl auch hier nicht verkennen. Die Septenbildung setzt sich in das Oberschlundganglion hinein nicht weiter fort. In der Stützsubstanz sowohl als auch in dem Epineurium lagern ovale bis rundliche stark mit Chromatin erfüllte Kerne von etwa 4,5 μ Länge und etwa 3 μ Breite.



Textfig. 22.

Eunice violacea. Querschnitt durch das 1. Connectiv kurz nach dem Austritt aus dem Unterschlundganglion. Vergr. 120. *ep*, Epineurium; *ds*, Diagonalseptum; *hs*, Horizontalseptum; *nch*, Neurochordröhre.

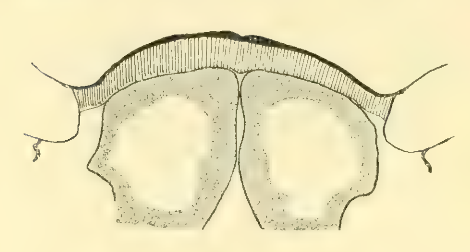


Textfig. 23.

Eunice violacea. Querschnitt durch eine Schlundcommissur in der Höhe eines austretenden Nervenpaares. Vergr. 120. *ds*, Diagonalseptum; *ep*, Epineurium; *n*, Nerven.

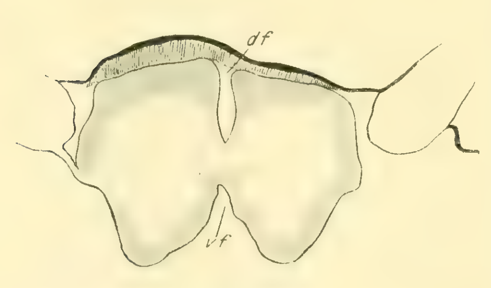
Ich untersuchte nun noch, allerdings wegen des wenig zahlreichen mir zur Verfügung stehenden Materials nur auf einer Schnittserie, das Oberschlundganglion. Hier konnte ich ein lockeres Epineurium mit seinen beiden typischen Randsäumen nur in den hinteren Abschnitten

etwa von den Augen an beobachten. Der innere Randsaum war auch hier nur sehr zart aber doch deutlich zu sehen. Der übrige Hauptteil des Oberschlundganglions ließ nur eine einfache Epineuralumhüllung erkennen. Irgendwelche Septen analog den im Bauchmark beobachteten lassen sich im Gehirn nicht feststellen. Ebensowenig eine Trennung der Ganglienzellenschicht von der Fasersubstanz durch irgendwelche Stützsubstanzscheiden. Nun zeigen sich jedoch auf Querschnitten namentlich in der Region, die hinter den Augenganglien liegt, zahlreiche Faserzüge und Hüllen, die oft ganze Teile der Nervenmasse in sich abschließen. Diese Faserzüge sind alle epineuraler Natur, sie umscheiden sowohl die sogenannten »Augenganglien« als auch die »Cirrenganglien«, die ihrerseits nur durch Commissuren mit der Hauptmasse des Gehirnes zusammenhängen. Genauer auf diese Verhältnisse einzugehen ist hier wohl nicht der Ort, und verweise ich da nur auf die eingehende Arbeit von Pruvot. Auf eins jedoch, da es mit den Angaben Pruvots, der sich bei der Besprechung der Formverhältnisse von *Eunice* stets auf die nahe verwandte *Hyalinoecia* bezieht, nicht übereinstimmt, möchte ich noch hinweisen; nämlich auf den sogenannten »ventricule cérébral«. Dieser Ventrikel kommt dadurch zustande, daß sich die Trennung der Ganglienmassen, wie sie durch die starken Ausläufer in die beiden Palpen bedingt wird, noch in das eigentliche Cerebralganglion fortsetzt. So erscheint dieses auf den vorderen Querschnitten deutlich aus zwei getrennten Hälften bestehend (Textfig. 24). Die inneren Seiten der Epineuriumscheiden laufen dicht nebeneinander her ohne vorerst miteinander zu verschmelzen. Dieses geschieht dann weiter caudalwärts etwas unterhalb der



Textfig. 24.

Eunice violacea. Querschnitt durch den vorderen Teil des Oberschlundganglions. Vergr. etwa 33.



Textfig. 25.

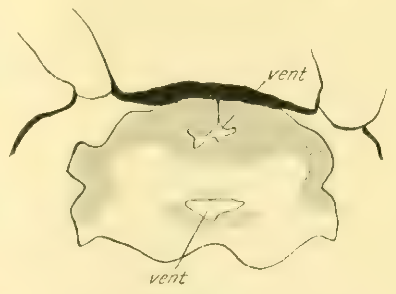
Eunice violacea. Querschnitt durch das Oberschlundganglion (caudalwärts gelegen von Textfig. 24). Vergr. etwa 33. *df*, dorsale Falte; *vf*, ventrale Falte.

Mitte des quergeschnittenen Ganglions. Sofort nach dieser Verschmelzung der Epineurien trennen sie sich wieder, doch weichen sie nun nicht seitlich voneinander, sondern sie entfernen sich nun in verticaler Richtung, d. h. die beiden Gehirnhälften sind nun durch eine Commissur miteinander verbunden (Textfig. 25). Die untere so entstandene epineurale Falte flacht sich rasch mehr und mehr ab und verschwindet schließlich ganz (Textfig. 26). Die dorsale bleibt noch länger bestehen und wird auch nur etwas weniger tief, jedoch nähern sich die beiden Faltenwandungen in ihrem oberen und mittleren Teile mehr und mehr, um schließlich auch dort noch zu verschmelzen. Dadurch wird die Falte äußerlich geschlossen, innerlich in zwei Teile zerlegt, die sich als zwei kurze blind endende Röhren im Innern des Ganglions ein Stück weit fortsetzen (Textfig. 27). Der dorsale kleinere Hohlraum endet etwas vor dem ventralen größeren, dem »ventricule cérébral« PRUVOTS. Auffallend ist mir nur gewesen, daß PRUVOT bei der Beschreibung des Gehirns von *Eunice* auf *Hyalinoecia* verweist, bei der die Ventrikelbildung einfach ist und seiner Zeichnung nach von einer ventralen Faltung ausgeht. Die Lage der die Gehirnhälften verbindenden Commissur ist also eine dorsale, während sie sich bei *Eunice violacea* anfangs central befindet, um dann sehr bald die ganze ventrale Hälfte des Ganglions einzunehmen. Die caudalen Teile des Cerebralganglions lassen bei *Eunice* keine Trennung in eine rechte und linke Hälfte mehr erkennen.



Textfig. 26.

Eunice violacea. Querschnitt durch das Oberschlundganglion (caudalwärts gelegen von Textfig. 25). Vergr. etwa 33. *df*, dorsale Falte.



Textfig. 27.

Eunice violacea. Querschnitt durch das Oberschlundganglion im Bereiche des »Ventrikels«. Vergr. etwa 33. *vent*, Ventrikel.

Zusammenfassung.

Fasse ich diese Beobachtungen zusammen, so komme ich zu dem Schluß: Bei allen untersuchten Formen, Oligochäten wie Polychäten, stellt das Bauchmark keine Einheit dar, sondern setzt sich zusammen

aus zwei getrennt nebeneinander herlaufenden Stämmen, seien diese nun für sich in eine besondere Hülle eingeschlossen, oder nur durch Verticalsepten getrennt. Innerhalb der Ganglien findet dann eine Verbindung zwischen beiden Strängen statt, die in einer verschiedenen Anzahl von commissurellen Faserzügen besteht. Diese Commissuren nehmen ihren Weg durch in den Stützsubstanzsepten oder Stützsubstanzscheiden befindliche Fenster oder Tremata, füllen aber nicht in allen Fällen deren Raum aus. Es bleibt also im Bauchmark der zur Untersuchung herangezogenen Würmer auch unter der äußerlich einheitlichen Hülle innerlich doch der Charakter eines Strickleiternervensystems bewahrt.

Zu den nicht nervösen Bestandteilen des Bauchmarkes sind für *Branchiura Sowerbyi* noch vier Muskelzüge zu erwähnen, die sich längs des ganzen Bauchmarkes hinziehen (Textfig. 17 u. 19 *m*). Zwei davon liegen dicht unterhalb des mittleren Neurochords, die beiden andern schließen sich den seitlichen Neurochorden an und liegen unterhalb des Epineuriums der Punktsubstanz auf. Die Muskelstränge sind deutlich nur bei der Färbung mit Heidenhains Eisen-Hämatoxylin zu erkennen; sie färben sich dann typisch dunkel blauschwarz. Kerne bekam ich darin nie zur Beobachtung. Stephenson, der diese Muskelzüge ihrer Lage nach auch angibt, sagt nur von ihnen aus: “Other fibres . . . are not tubular, and in their staining reactions somewhat resemble muscle fibres.”

b. Nervöse Bestandteile des Nervensystems.

Was den Ganglienzellenbelag betrifft, so erstreckt sich derselbe über die ganze convexe Vorderfläche des Oberschlundganglions. Er faßt über die dorsale Seite in Gestalt einer feinen, central gelegenen Zunge auch auf die Hinterfläche über (Textfig. 2). In den mittleren Partien und vor allem auf den Grenzpartien der convexen Vorderseite und der concaven Hinterseite ist der Belag am stärksten. Er ist dort gewöhnlich drei- bis fünfschichtig (etwa 30—50 μ) und nimmt nach den Seiten zu an Stärke ab, bis schließlich zu einer einfachen Ganglienzellenschicht (etwa 10 μ). Die Kopflappenfortsätze des Oberschlundganglions zeigen einen dichten Mantel von Ganglienzellen.

Das Unterschlundganglion zeigt seinen stärksten Ganglienzellenbelag kurz nach dem Eintritt der Schlundcommissuren. Er erstreckt sich übrigens in einer ein- bis zweifachen (10—20 μ) lockeren Schicht auf einen Teil derselben. An der Intersegmentalstelle des Unterschlund-

ganglions verringert sich die Dicke der Ganglienzellenschicht, kommt aber kurz vor dem Ende auf ihre anfängliche Stärke zurück.

Die Segmentalganglien des Bauchmarks zeigen ihre stärkste Ganglienzellenbekleidung an der Stelle ihrer größten seitlichen Ausdehnung, also etwa in der Mitte des Segmentes. Hier können bis vier Zellschichten übereinanderliegen (Taf. IX, Fig. 2). Nach vorn und hinten fällt die Dicke des ganglionären Belags ab, um schließlich im ersten und letzten Sechstel der gesamten Masse des Segmentes aufzuhören. Es geschieht dies im Bereich der Connective. Vollständig frei von jeglichen Ganglienzellen scheinen, wie auch LEYDIG schon für manche Oligochäten, besonders Lumbriculiden und Lumbriciden angibt, die Connective nicht zu sein. Namentlich die des Schlundringes zeigen auf ihren Vorderseiten einen lockeren Belag von Zellen mit stark chromatinhaltigen Kernen, die ich für Ganglienzellen ansprechen muß. Die Kerne aller Ganglienzellen sind groß und rundlich, enthalten ein gekörneltes Chromatin und einen mehr oder minder deutlichen Nucleolus. Die Ganglienzellen des Oberschlundganglions sind birnförmig und etwa 15 μ : 10 μ groß, die Kerne messen im Durchmesser etwa 8 μ. Etwas kleiner sind die Ganglienzellen im Bauchmark, was namentlich an den Kernen deutlich zutage tritt; diese besitzen nur einen Durchmesser von etwa 5—6 μ. Im übrigen sind die Ganglienzellen des Gehirnganglions und der Bauchmarkganglien unter sich alle gleich groß. Sie liegen immer sehr dicht zusammen und lassen nur selten deutliche Zellgrenzen erkennen. Sind diese zu sehen, so läßt sich feststellen, daß die unipolaren Zellen ihren Pol stets der Fibrillärmasse zukehren. Die Fortsätze der Ganglienzellen treten durch die oben behandelte Stützsubstanzhülle hindurch und lassen sich als deutliche Faserstränge oft bis weit in die Fibrillärsubstanz verfolgen. Die Fortsätze der zentral in der Medianlinie gelegenen Ganglienzellen schieben sich oft weit nach oben zwischen die beiden Längsfaserzüge des Bauchmarkes ein.

Um die Nervenfibrillen des Bauchmarkes deutlich in ihrem Verlauf bestimmen zu können, versuchte ich die Methylenblaufärbung anzuwenden. Auf alle mögliche Art und Weise und mit den verschiedensten Modifikationen habe ich sie angewandt, aber leider nie eine Färbung erzielt. Ich versuchte Injektionen, ich hielt die Branchiuren in mit Methylenblau angefärbtem Wasser und ich tränkte gespaltene Stücke auf Fließpapier mit der Farblösung, aber niemals trat die erwartete Reaktion ein. Die besten Bilder für die Beobachtung der Fibrillen erhielt ich mit Hilfe der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode, nachdem ich noch ebenfalls erfolglos versucht hatte,

die Versilberungsmethoden Ramon y Cajals u. a. Autoren anzuwenden.

Die Fibrillen des Oberschlundganglions lassen nach der gemachten Behandlung bei *Branchiura* einen bestimmten Verlauf nicht erkennen, sondern erwecken eher den Eindruck eines wirren Geflechtes. In den Schlundcommissuren nehmen sie eine deren Achse parallele Richtung an. Im Bauchmarke bilden sie dann die schon oben erwähnten beiden Längsfaserzüge. Diese liegen sehr dicht zusammen und das erschwert sehr die Feststellung der Quercommissuren. Die beiden Längsfaserzüge stellen übrigens keine einheitlichen Stränge dar, sondern sie zerfallen jeder wieder in eine Anzahl dünnerer Nervenstränge. Diese liegen in den von der Stützsubstanz gebildeten Scheiden oder Kammern. Die Längsfaserbündel stehen durch querziehende Faserstränge miteinander in Verbindung. Solcher Querzüge gibt es in jedem Segment zwei. Sie liegen immer am Anfang bzw. Ende der ganglionären Anschwellung und zwar hinter bzw. vor den Segmentalnerven. Sie verlaufen ziemlich in der Nähe der Oberfläche des Bauchmarkes dicht unter dem Neurochord und reichen über das erste Drittel der dorsoventralen Ausdehnung nicht hinaus. Die erste so beobachtete Quercommissur im Bauchstrang liegt dicht hinter dem Eintritt des Schlundringes in das Unterschlundganglion. Aus dieser Feststellung läßt sich erkennen, daß nicht immer das ganze Trema innerhalb der Stützsubstanz erfüllt zu werden braucht durch die Quercommissur.

Die Segmentalnerven treten aus den beiden Längsfaserzügen aus und sind in ihrem Faserverlaufe bis in das Centrum derselben zu verfolgen (Taf. IX, Fig. 5).

c. Das Neurochord.

Ich komme nun zu der eingehenderen Besprechung des letzten Bestandteiles des Bauchmarkes, des schon mehrfach erwähnten Neurochords. Das Neurochord ist ein Organ, das bei den meisten bis jetzt bearbeiteten Anneliden beobachtet worden ist, über dessen Bedeutung man sich aber bis heute noch nicht in abschließender Weise klar geworden ist. Eine Menge von Autoren haben sich seit dem Jahre 1861, in dem Claparède diese «cylindre axiale», wie er sie nannte, fand, beschäftigt, und die Literatur darüber ist sehr zahlreich geworden. Spengel gab 1882 in seiner Arbeit »*Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende *Eunice*« eine Aufzählung der bis dahin erschienenen Arbeiten, die sich mit den Claparèdeschen »cylindre axiale» beschäftigten. Eisig ergänzte diese Tabelle und setzte sie fort bis zum Jahre 1887

in seiner Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und gab auch gleichzeitig, ganz wie schon vorher SPENGEL kurz an, welche Bezeichnung die einzelnen Forscher für das in Frage stehende Organ anwandten. Ich verweise also, was die ältere Literatur anbetrifft auf die dort gemachten Angaben und will nun in der von SPENGEL und EISIG eingeschlagenen Weise die Tabelle ergänzen und fortsetzen.

1869. E. CLAPARÈDE, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Lumbricus terrestris Linné. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX. — »riesige Röhrenfasern —«.

1878. MAC INTOSH, Arrangement etc. of Great Nerve-Cords in Marine Annelids. Proceed. Roy. Soc.

1879. C. CLAUS, Der Organismus der Phronimiden. Arbeit. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. II. — »Riesenganglienzellen mit do. Fortsätzen«.

— F. VEJDOVSKY, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchytraeiden. Prag 1879. — »LEYDIGsche sogenannte Riesenfasern«.

1886. W. MICHAELSEN, Untersuchungen über Enchytraeus Moebii Mich. Kiel. — »Neurochordröhre«.

— W. B. BENHAM, Studies on Earthworms. Quart. Journ. of microscop. Science. — "the great fibres, giant fibres«.

— F. VEJDOWSKY, Studien über Gordiiden II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. — »Neurochord, Neurochordröhren«.

— FR. NANSEN, The structure and combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museum Aarsbereitning. — "large nerve- tubes, gigantic fibres, large tubes, colossal nerve-tubes".

1887. H. EISIG, Monographie der Capitelliden des Golfs von Neapel. Fauna und Flora. 16. Monographie. — »Neurochordnerven, Neurochordröhren«.

— E. ROHDE, Histol. Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beitr. Breslau. Bd. II. — »Kolossale Nervenfasern«.

1888. J. T. CUNNINGHAM, On some Points in the Anatomy of Polychaeta. Quart Journ. of microscop. Science. N. F. Vol. XXVIII. — "colossal fibres, neuralcanal".

— B. HATSCHEK, Lehrbuch der Zoologie. Jena.

— B. FRIEDLÄNDER, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII. — »Neuralkanal«.

1889. B. HALLER, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. (Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. VIII). — »Kolossalfaser, kolossale Nervenfaser«.

— B. FRIEDLÄNDER, Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. IX. — »Neurochord«.

1892. P. CERFONTAINE, Contribution à l'Étude du système nerveux central du Lombric terrestre. Bull. de l'Acad. Royal de Belgique. 3. Série. T. XXIII. — «fibres géantes».

1892. M. LENHOSSEK, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. — »Neurochord«.

— G. RETZIUS, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Unters. N. F. Bd. III. — »Kolossalfaser«.

— F. VEJDOVSKY, Die Organogenie der Oligochäten. Entwicklungsgesch. Unters. von VEJDOVSKY, Prag. — »Neurochord, Nervenscheide«.

1894. A. G. BOURNE, On Moniligaster grandis, A. G. B. from the Nilgiris S. India. Quart. Journ. of microscop. Science. N. F. T. XXXVI. — »giant-fibre«.

— FRIEDLÄNDER, Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. — »Nervenröhre«.

— — Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Arch. f. Physiol. Bd. LVIII. — »Neurochordröhre, LEYDIGsche Faser«.

— A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena. — »Neurochord«.

1895. FRIEDLÄNDER, Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. — »LEYDIGsche Faser«.

1898. J. J. HAMAKER, The Nervous System of Nereis virens Sars. Bull. Mus. Harvard College. Vol. XXXII. — "giant fibre".

— MARGARET LEWIS, Studies on the Central and Peripheral Nervous System of two Polychaete Annelids. Proceed. Amer. Academie of Arts and Science. Vol. XXXIII. — "LEYDIG's fibres".

1905. J. KRAWANY, Untersuchungen über das Centralnervensystem des Regenwurms. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. XV. — »Kolossalfaser, Neurochord«.

1906. F. HEMPELMANN, Zur Morphologie von Polygordius lacteus Sch. und Polygordius triestinus Woltereck, nov. spec. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIV. — »Kanalsystem«.

— H. EISIG, Ichthyotomus sanguinarius, eine auf Aalen schmarotzende Annelide. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 28. Monographie. — »Neurochordnerven«.

1907. BÜRGER, Nemertinen. BRONNS Klassen und Ordnungen. — »Neurochord«.

1908. J. H. ASHWORTH, The Giant Nerve Cells and Fibres of Halla parthenopeia (Abstract). Proceed. of Roy. Society London. Vol. LXXX. — "Giant Fibres".

1910. B. HALLER, Über das Bauchmark. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XLVI. N. F. Bd. XXXIX. — »Kolossalfaser«.

— J. HÖNIG, Die Neurochorde des Criodrilus lacuum Hoffmstr. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. XVIII. — »Neurochord, Kolossalfaser«.

1912. J. STEPHENSON, On Branchiura Sowerbyi Bed. and on a new species of Limnodrilus with distinctive characters. Trans. of the royal Society of Edingburgh. Vol. XLVIII. — "giant fibres, large fibres, tubular fibres".

Von einem chronologisch geordneten Referat der einzelnen Arbeiten will ich absehen, jedoch werde ich im Laufe der Arbeit des öfteren den einen oder den andern Autor zitieren, und dabei auch auf die älteren Arbeiten zurückgehen. Außer *Branchiura Sowerbyi* habe ich dieselben andern Anneliden wie schon oben bei der Behandlung der inneren Stützsubstanz des Bauchmarkes in den Kreis meiner Untersuchung gezogen.

Lage, Zahl und Verlauf der Neurochorde.

Die Lage der Neurochordröhren ist bei den einzelnen Anneliden sehr verschieden. Im allgemeinen liegen sie bei den Oligochäten an der dorsalen Seite des Bauchmarkes, während bei den Polychäten ihre Lage ganz bedeutend wechselt; sie liegen teils im dorsalen Abschnitt, teils im ventralen des Bauchstranges. Zwei typische Lagenunterschiede lassen sich nun feststellen, wie auch schon HALLER für zwei nahverwandte Oligochäten, *Lumbricus terrestris* und *Lumbricus communis* erwähnt, nämlich das eine Mal liegen die Neurochorde innerhalb der äußeren Nervenhülle, dem Epineurium, im Bauchmark selbst, das andre Mal liegen sie zwar auch innerhalb des Epineuriums, sind aber von den nervösen Bestandteilen des Bauchmarkes getrennt durch faserige Stützsubstanz (Horizontalseptum). Für den ersten Fall möchte ich die Bezeichnung »endoneurale Lage«, für den letzteren den Namen »epineurale Lage« vorschlagen. HALLER suchte diese wechselnde Lagerung durch verschiedene Gestalt des Bauchmarkes zu erklären, so soll der erste Typus bei Formen mit drehrundem Bauchmarke, der letzte Typus bei solchen mit abgeplattetem Bauchmark auftreten. Für die beiden von ihm betrachteten *Lumbricus*-Formen trifft diese Erklärung zu, ob auch für die Fülle der übrigen Anneliden wäre noch zu prüfen.

Die Zahl der Neurochordröhren ist sehr verschieden, doch läßt sich bei Oligochäten am meisten die Dreizahl beobachten. Für die größte Mehrheit der Polychäten läßt sich aus der Literatur ersehen, daß die Dreizahl nur in den seltensten Fällen auftritt, und sind es in der Regel zwei oder gar nur eine Neurochordröhre. In einer Reihe von Vorkommnissen lassen sich aber eine größere Anzahl feststellen, ja bis zu sechs, worauf EHLERS[1] schon hingewiesen hat.

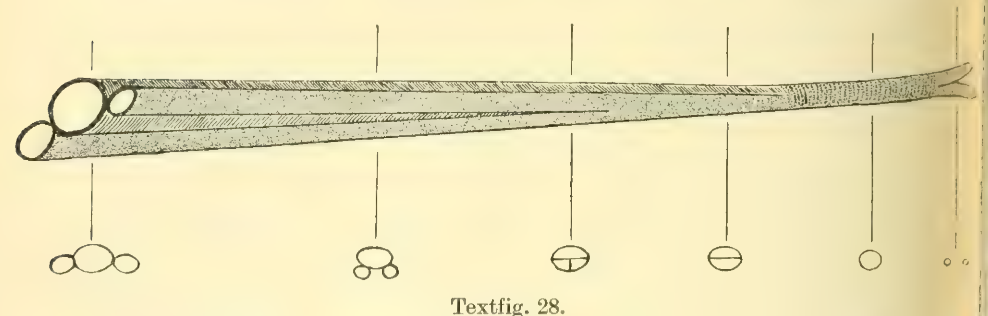
Über das Verhalten der Neurochorde an ihren Enden läßt sich ebenfalls nichts allgemein gültiges aussagen, und mögen namentlich in den Beziehungen der Kanäle unter sich für die einzelnen Arten große

---

[1] EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1868.

Verschiedenheiten herrschen; ich wende mich daher gleich zu der Beschreibung der Verhältnisse bei *Branchiura Sowerbyi.*

In der mittleren Körperstrecke wird hier von dem Horizontalseptum einerseits und dem Epineurium anderseits ein etwa dreieckiger Raum abgegrenzt, der der Fasersubstanz des Bauchmarkes firstartig aufsitzt. In diesem Raume lagern die drei epineuralen Neurochorde dicht aneinandergedrängt. Dieses Verhalten erleidet an den beiden Enden des Wurmes weitgehende Modifikation. Für das Vorderende ist es mir gelungen, die Zusammengehörigkeit der drei Neurochorde zu einem gemeinsamen System festzustellen (Textfig. 28). Über dem Anfang des Unterschlundganglions lagert ein einziger Kanal, dem ich



Textfig. 28.

Branchiura Sowerbyi. Schematische Darstellung des Vorderendes des Neurochordsystems.

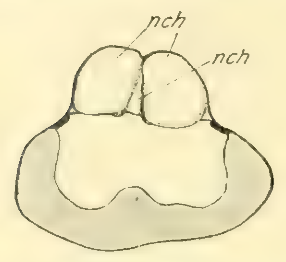
die Bezeichnung Stammkanal geben möchte; er beginnt mit einem kreisförmigen Lumen von etwa 5—6 μ Durchmesser. Von ihm aus gehen zwei ganz kurze Fortsätze von ebenfalls kreisförmigem Querschnitt (etwa 3 μ) in die Wurzeln der Schlundcommissuren hinein und verlaufen dort auf Querschnitten zur Hauptachse des Wurmes auf der Innenseite. Es ist das ein ähnliches Verhalten, wie es Vejdovsky für *Psammoryctes barbatus* abbildet. Von einer Fortsetzung innerhalb der Schlundcommissuren bis in das Oberschlundganglion hinein, wie es Leydig für *Lumbricus* angibt, kann hier nicht die Rede sein. Nach einem mehr oder weniger kurzen Verlauf, diese Verhältnisse scheinen bei *Branchiura* sehr zu wechseln, tritt innerhalb des Stammkanals, der nun eine horizontale Ausdehnung von etwa 22 μ und eine verticale von etwa 9 μ erreicht hat, ein horizontal verlaufendes Septum auf, das eine Trennung in einen dorsalen und einen ventralen Teil vornimmt. Der obere Abschnitt wird im späteren Verlauf zur medianen Neurochordröhre. Bald nach dieser Teilung tritt in dem ventralen Rohr eine senkrechte Scheidewand auf und entstehen so die beiden lateralen Neurochorde. Das Lumen des ganzen Kanalsystems ist an

der Stelle dieser zweiten Teilung in verticaler Richtung gemessen etwa 14 μ, in horizontaler etwa 28 μ groß. Die beiden lateralen Neurochorde laufen noch eine kurze Strecke weit dicht nebeneinander her, dann weichen sie auseinander, indem sie gleichzeitig langsam um den unteren Umfang des medianen Neurochordrohres herumwandern, bis sie schließlich in ihre typische seitliche Lagerung kommen. Die innerhalb des Stammkanals auftretenden Septen sind äußerst zart und daher in den aufeinander folgenden Schnitten nicht immer unzerrissen erhalten.

Ein ähnliches Verhalten der Neurochordröhren hat VEJDOVSKY für *Stylaria* beobachtet. Hier handelt es sich nach seiner Angabe allerdings um den umgekehrten Fall. *Stylaria* besitzt in den mittleren und hinteren Körpersegmenten nur eine Neurochordröhre, in den vorderen dagegen zwei getrennte Röhren. VEJDOVSKY sah nun nach dem Zusammenfluß der beiden Röhren in eine in dieser noch eine Strecke weit eine Membran auftreten, die ihm den Beweis an die Hand gibt, daß es sich bei *Stylaria* wirklich um die Verschmelzung einer paarigen Anlage zu einem gemeinsamen Kanal handelt.

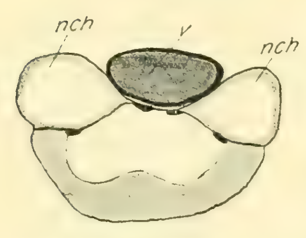
Von der Trennung des Stammkanals in die drei Neurochorde an, läßt sich für die Lumina eine Größenangabe nicht mehr geben. Diese können nämlich ganz bedeutend variieren, eine Tatsache, die von allen Autoren in gleicher Weise angegeben wird. Besonders auffallend waren hier für *Branchiura* die stellenweise auftretenden Auftreibungen der einen oder der andern seitlichen Neurochordröhre (Taf. X, Fig. 10). Auch der Größenunterschied der medianen und der lateralen Neurochorde kann ganz bedeutend werden. Im allgemeinen ist in den vorderen und mittleren Segmenten die mittlere Röhre stets weitlumiger als die seitlichen, eine Beobachtung, die auch für alle darauf untersuchten Oligochäten im allgemeinen zutrifft. Dieser Größenunterschied war für *Branchiura* am schärfsten in der Gegend der Geschlechtsorgane; hier waren einmal die Dimensionen der mittleren oder unpaaren Neurochordröhren etwa 52 μ : 32 μ und die der lateralen oder paarigen etwa 12 μ : 12 μ. Gerade umgekehrt liegen die Verhältnisse im caudalen Ende. Dort nimmt die mittlere Röhre rasch an Durchmesser ab und verschwindet bald ganz. So können Bilder auftreten, bei denen die paarigen Neurochorde eine weite kreisförmige Lichtung besitzen von etwa 25 μ Durchmesser. Die unpaare Neurochordröhre liegt dann in dem ventralen Winkel, der durch die Berührung der paarigen entsteht und zeigte einmal eine Breite von etwa 5 μ und eine Höhe von etwa 8 μ (Textfig. 29; Taf. IX, Fig. 2). Noch weiter analwärts nehmen dann auch die seitlichen Kanäle an Lumen ab, um

schließlich ebenso blind zu endigen, wie schon vorher der mittlere. Wo die einzelnen Endigungspunkte der Neurochordröhren liegen, scheint bei den einzelnen Individuen sehr zu variieren. Ich möchte nur noch erwähnen, daß in einigen Fällen in den letzten Segmenten das ventrale Blutgefäß sich ganz zwischen die lateralen Neurochorde, die hier nur noch vorhanden waren, einklemmte (Textfig. 30; Taf. IX, Fig. 9).



Textfig. 29.

Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch ein Bauchmarkganglion der hinteren Segmente. Vergr. 360. *nch*, Neurochordröhren.



Textfig. 30.

Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch ein Bauchmarkganglion eines der letzten Segmente. Vergr. 360. *nch*, Neurochordröhren; *v*, ventrales Blutgefäß.

Auch für *Branchiura* treffen bezüglich des Verhaltens der Neurochorde in regenerierten Bauchmarkteilen die Beobachtungen FRIEDLÄNDERS und HÖNIGS zu. Ersterer gibt für den Regenwurm an, daß eine regelmäßige Abweichung bei Regeneration die reiche Verästelung der LEYDIGschen Faser sei, und er benutzt diese Eigenschaft als Stütze für die Homologie mit den markhaltigen Fasern der Wirbeltiere. Letzterer führt für *Criodrilus lacuum* aus: »In regenerierten Körperpartien spalten sich die Kolossalfasern mannigfach auf und verlagern sich sogar in den ventralen Teil des Bauchstrangs.« Den letzteren Fall habe ich bei meinen Regenerationen des Kiemenendes von *Branchiura* nicht beobachtet, wohl aber die reichlichere Verzweigung und Aufspaltung. Wegen der Kleinheit der abgespaltenen Teile läßt sich ihre Zahl nicht leicht erschöpfend feststellen, doch zählte ich deutlich bis zu fünf normal große Röhren, ohne die zahlreichen kleineren (Taf. IX, Fig. 5).

Wandung der Neurochorde.

Diese zeigt die größte Verschiedenheit, je nachdem man verschiedene Konservierungsflüssigkeiten anwendet. Auf diesen Umstand hat FRIEDLÄNDER seinerzeit schon in der Arbeit »Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden« hingewiesen. Er hat dort eine Liste der verschiedensten Reagentien aufgeführt und gleichzeitig ihren Einfluß auf die Neurochordröhrenwandung von *Mastobranchus* angegeben. Als bestes und einwand-

Fixierung	Färbung	Neurochordwand			Bemerkungen
		Farbe	optisches Verhalten	Struktur	
1. 1/2 % Chromsäurelösung + einige Tropfen Formol	Weigerts Kupferacetat-Hämatoxylin	gelblich mit Reihen schwarzer Körnchen	stark lichtbrechend	einschichtig	
2. Herrmannsche Flüssigkeit	Delafields Hämatoxylin	gelblich-graugrün	stark lichtbrechend	einschichtig. homogen	
3. Hoffmannsche Flüssigkeit	Heidenhains Hämatoxylin	ungefärbt	stark lichtbrechend	einschichtig, homogen	
4. Denaturierter Spiritus	Delafields Hämatoxylin; Pikrinsäure, Eosin	braungelb mit dunklen Körnern	stark lichtbrechend	einschichtig	
5. Pikrinschwefelsäure	Delafields Hämatoxylin	blaß lila	stark lichtbrechend	einschichtig, homogen	
6. Pikrinschwefelsäure	Anilinblau, Safranin	blaßblau	stark lichtbrechend	einschichtig, homogen	
7. Sublimat-Eisessig	Boraxkarmin, Anilinblau	schwach blau	stark lichtbrechend	mehrschichtig, lamellös	
8. Sublimat-Eisessig	Heidenhains Hämatoxylin	grau	stark lichtbrechend	mehrschichtig, lamellös	stellenweise dunkelblau gefärbt u. dann dadurch die lamellöse Struktur verdeckt.
9. Sublimat-Eisessig.	Delafields Hämatoxylin	ungefärbt	stark lichtbrechend	sehr deutlich mehrschichtig	vor der Fixierung abgetötet in heißem Wasser.
10. Sublimat (60° C)	Heidenhains Hämatoxylin	ungefärbt	stark lichtbrechend	mehrschichtig, faserig	
11. Sublimat (60° C)	Boraxkarmin, Anilinblau	blaßblau	stark lichtbrechend	mehrschichtig, faserig	
12. ?	Blochmanns Farblösung	blaßgrün	stark lichtbrechend	einschichtig	

freiestes Mittel gibt er die WEIGERTsche Kupferacetat-Hämatoxylinmethode an. Als Schnittfärbung mit vorausgehender Behandlung mit MÜLLERscher Flüssigkeit oder $^1/_2$%iger Chromsäure. Ich suchte beide Verfahren anzuwenden, erzielte aber, wenn ich mich genau nach den FRIEDLÄNDERschen Angaben richtete, keine guten Resultate, was die Konservierung anbelangt. Die Flüssigkeit drang von den Enden des herausgeschnittenen Stückes des Wurmkörpers etwas ein, ohne aber die nur wenige Segmente großen Stücke auch in ihren mittleren Partien ganz zu durchdringen. Um das Eindringen der konservierenden Flüssigkeit zu erleichtern und zu befördern, setzte ich der $^1/_2$%igen Chromsäurelösung etwas Formol zu; der Erfolg war befriedigender. Ich möchte nun hier dem Beispiele FRIEDLÄNDERS folgend, die verschiedenen von mir angewandten Konservierungs- und Färbungsarten in einer Tabelle zusammenstellen und gleichzeitig angeben, wie sich dabei die Neurochordröhrenwandungen darstellten.

Was die Behandlung der Würmer vor dem Einbringen in die in obiger Tabelle angegebenen Fixierungsflüssigkeiten betrifft, so setzte ich sie aus den Kulturen stets erst einige Zeit in Leitungswasser, dem einige wenige Tropfen Chloroform zugesetzt waren. Dort blieben sie so lange, bis sie auf eine derbere Berührung mit einer Nadel nicht mehr durch Zuckbewegungen reagierten. War dieser Zeitpunkt erreicht, so warf ich sie unzerlegt in die Fixierungsflüssigkeit. Nach kurzer Zeit nahm ich dann eine Zerstückelung vor, um das Eindringen zu erleichtern und zu beschleunigen. Nur im Falle 9 ging ich etwas anders vor. Ich brachte den lebenden nicht narkotisierten Wurm in ein dünnes Glasröhrchen, das er soeben gerade noch passieren konnte. Das Hineinbringen bietet weiter keine Schwierigkeit, wenn man die Capillare mit Wasser gefüllt hat. Ich brachte dann den Kopf des Tieres, das ich über eine Nadel oder auf den Finger gelegt hatte, in die etwas erweiterte Öffnung des Röhrchens; dann kroch der Wurm sofort in dem Wasser der Capillare so weit vor, als es ihm eben möglich war. Den so eingespannten Wurm tötete ich durch ganz rasches und kurzes Einsenken in heißes Wasser ab. Der Vorteil der ganzen Manipulation war der, daß nun nur ganz wenige und kleine Krümmungen zustande kommen konnten. Das abgetötete Tier brachte ich dann mitsamt der Glascapillare in Sublimat-Eisessig. Dort entfernte ich die Glasröhre durch vorsichtiges Zerklopfen am Vorderende und konnte dann den gestreckt konservierten Wurm leicht herausziehen.

Überblickt man nun die angegebene Tabelle, so zeigt es sich, daß das optische Verhalten der Neurochordwandung weder durch die

Fixation noch durch die Einwirkung der verschiedensten Farbstoffe und Beizen verändert wird. Immer zeigte sich eine starke Lichtbrechung. Diese ist bei *Branchiura* auch dem Epineurium und der inneren Stützsubstanz eigen. Was nun das Verhalten gegen die Farbstoffe anbetrifft, so nimmt die Neurochordwandung diese, und kommt auch hiermit wieder dem Epineurium und der inneren Stützsubstanz gleich, nur schwer an. Wo eine solche angenommen wird, geschieht es nur in sehr beschränktem Masse, so daß die Farben dann, mit beeinflußt von der starken Lichtbrechung, nur sehr blaß und zart erscheinen. Besonders auffällig ist die verschiedenartige Färbung bei Behandlung nach WEIGERT und die mit denaturiertem Spiritus mit nachfolgender Färbung mit DELAFIELDschem Hämatoxylin, Pikrinsäure und Eosin. Auf die Anwendung mit denaturiertem Spiritus kam ich auf eine Angabe hin, daß derselbe Chitin erweichen solle, und ich so das Ausreißen der Schnitte infolge der Borsten verhindern wollte. In der Tat waren nun die Borsten dem Schneiden weniger hinderlich, doch erscheint mir für histologische Präparate der Einfluß des denaturierten Spiritus kein günstiger zu sein; denn er wirkt immer etwas schrumpfend. Bei den beiden eben angeführten Behandlungsweisen zeigten sich innerhalb der sonst gleichmäßig gefärbten Neurochordwandung reihenweise, manchmal auch konzentrisch angeordnete, dunkle Ringe, die sich bei stärkerer Vergrößerung in schwarze bis dunkelblaue Punkt- oder Körnchenreihen auflösten. Das trifft auch beim Epineurium und der inneren Stützsubstanz zu und gleicht damit dem Verhalten, wie wir es bei *Lumbricus terrestris* wiederfinden werden. Es scheint also die Neurochordwandung nicht rein homogener Natur zu sein. Nach FRIEDLÄNDERS Untersuchungen soll die dunkle Färbung der Neurochordwandung mit der WEIGERTschen Methode auf eine fettartige Substanz hinweisen; ja mit Hilfe dieser Reaktion sucht er die Homologie der Neurochorde und der Wirbeltiernerven zu stützen. Ich glaube aber nicht, daß man unbedingt auf Grund gleicher Resultate bei gleicher Behandlung zweier Objekte auch auf deren gleiche Beschaffenheit schließen kann. Noch dazu soll nach Aussage Herrn Dr. DÜRKENS, dem ich namentlich bezüglich der Anwendung dieser Färbungsmethode für seine hilfsbereite Unterstützung zu Dank verpflichtet bin, die von mir erzielten Bilder nicht mit den sonst bei Wirbeltiernervenfasern beobachteten völlig übereinstimmen. Auffallend ist, daß sich die Wandung bei allen angewandten Fixierungsmitteln, außer Sublimat und Sublimat-Eisessig, als einschichtig erweist. Bei diesen jedoch zerfällt sie in mehr oder weniger deutliche zahlreiche dünne

konzentrische Lamellen. Dieses Verhalten gleicht dem des Bindegewebes, was auch durch Sublimat leicht quillt und lamellös zerfällt.

Kerne fand ich nur in den seltensten Fällen. Es zeigte sich dann im inneren Teile der Wandung eine kleine Zellverdickung und darin lagen die winzigen, 1 μ : 0,3 μ großen Kerne. Dieses Auftreten der kernhaltigen Zellverdickungen an der inneren Peripherie der Neurochordwandung läßt mich auch für *Branchiura* (analog wie für die nachher zu besprechenden Oligochäten in deutlicherer Weise) auf eine besonders ausgezeichnete innere Neurochordhülle schließen.

Durchbrechungen in der Neurochordwandung habe ich trotz der großen Zahl der untersuchten Schnittserien nur zweimal beobachtet auf mit nach Weigert behandelten Schnitten. Dort zeigte sich das eine Mal am medianen Neurochord eine einfache Öffnung auf der ventralen Seite, an die sich ein kurzer Stummel eines Abzweigrohres setzte. Diesen weiter zu verfolgen war nicht möglich. Das andre Mal konnte ich das Abzweigrohr bis zu einer ventral gelegenen großen Zelle verfolgen, ohne aber auf den Schnitten gerade die Einmündung in das Neurochordrohr getroffen zu haben.

Inhalt der Neurochordröhren.

Noch schwieriger als die Beurteilung der Neurochordwandung ist die des Inhaltes. In den weitaus meisten Fällen der von *Branchiura* auf die verschiedenste Weise behandelten Präparate erwiesen sich die Neurochordröhren als leer. Doch finden sich auch solche, in denen im Innern Inhaltmassen vorhanden sind. Diese füllen dann gewöhnlich nicht den ganzen Querschnitt aus. Sie liegen entweder im Centrum der Röhren oder aber sie sind randständig gelagert. Nur in den seltensten Fällen, dann fast nur bei den mit Pikrin-Schwefelsäure behandelten Objekten, zeigt sich der ganze Hohlraum der Neurochorde auf kürzere Strecken hin von einer Inhaltsmasse ausgefüllt. Diese zeigt bei stärkeren Vergrößerungen ein körniges oder blasiges Aussehen. Nach der Mitte zu lagern die Massen dichter zusammen, so daß nicht allzu selten eine dunklere Centralmasse sich darstellt. Nach dem Rande zu wird der Inhalt lockerer und erweckt bei weniger starken Vergrößerungen den Eindruck eines unscharfen verwaschenen Randes. Bei den mit denaturiertem Spiritus behandelten Präparaten erwies sich der Inhalt als aus zahlreich verflochtenen Fasern bestehend und zwischen diesen lagerten körnige Massen. Von den Fasern zogen hin und wieder einige nach der Wandung zu. Solche faserige Züge fanden sich auch sonst auf allen andern Präparaten vor. Es wird dadurch der Eindruck

erweckt, als wenn die durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten geschrumpften Inhaltsmassen an einigen Stellen mit der Wandung in innigem Kontakte bleiben.

Gegen die angewandten Farblösungen erwies sich die Inhaltsmasse mehr oder weniger passiv. Das Bild, das die mit Inhaltsmassen erfüllten Neurochordröhren geben, erinnert ganz an Schnitte durch Blutgefäße mit ihrer geronnenen Blutflüssigkeit. Eine solche selbst ist aber in den Neurochordröhren nicht vorhanden, denn die Färbung ist eine durchaus verschiedene. Das zeigt sich am deutlichsten bei den mit DELAFIELDschem Hämatoxylin, Pikrinsäure und Eosin gefärbten Schnitten. Hier zeigte sich die Gerinnungsmasse der Blutflüssigkeit grell-orange, die Inhaltsmasse der Neurochorde aber einfach rot gefärbt. Über einen Inhalt in den zweimal beobachteten Abzweigkanälchen kann ich nichts aussagen. Ich beobachtete sie nämlich nur auf nach WEIGERT behandelten Schnitten und hier erwiesen sich die Neurochordröhren stets als gänzlich leer. In dem einen Falle, in dem ich den Abzweigkanal bis zu seinem kolbig aufgetriebenen Ende beobachten konnte, lag dort eine analog wie die benachbarten Ganglienzellen gelbgefärbte Zelle. Leider erwies sich die WEIGERTsche Methode für die feinen histologischen Elemente der nervösen Apparate von *Branchiura* nicht für ausreichend, so daß ich über den Aufbau jener Zelle nichts weiter aussagen kann.

Den so mitgeteilten Befunden, wie sie bei *Branchiura Sowerbyi* bezüglich der Neurochordröhren auftreten, möchte ich in gleicher Weise Beobachtungen anschließen, wie ich sie für einige Oligochäten und auch eine Polychäte anstellte. Ich benutzte hierzu die Präparate, die ich zur Untersuchung der oben behandelten inneren Stützsubstanz des Bauchmarkes angefertigt hatte.

Lage, Zahl und Verlauf der Neurochorde.

Lumbricus terrestris (Textfig. 3, 5, 6; Taf. IX, Fig. 1, 4, 8).

Die Neurochordröhren von *Lumbricus terrestris* sind vielfach untersucht worden, doch finden sich namentlich bezüglich des Verhaltens an den Körperenden wenig übereinstimmende Resultate. CLAPARÈDE betont scharf, daß keine Fortsetzung in die Commissur des Schlundrings zu beobachten sei, und setzt sich dadurch in Gegensatz zu LEYDIG. Er beobachtet dann auch weiter, daß die mediane »Röhrenfaser« früher und zugespitzt beginnt als die seitlichen, ein Verhalten, wie es für *Branchiura* auch zutrifft und auch sonst bei Oligochäten die Regel

sein dürfte. Dieses gleiche Verhalten gibt auch VIGNAL an und dieser stellte auch fest, daß die mittlere Neurochordröhre im letzten Ganglion, die seitlichen aber ein oder zwei Ganglien vorher endigen. HALLER, der die neueste Arbeit über die Neurochorde von *Lumbricus* veröffentlichte, spricht sich entschieden gegen die blind zugespitzte Endigung, wie sie auch v. LENHOSSEK vertrat, aus. Er beschreibt einen Zerfall der »Kolossalfasern« an ihren Enden in zahlreiche Äste und beobachtete auch zwei Abzweigungen, die von der medianen Neurochordröhre aus in die Schlundcommissurwurzeln gehen. Ich selbst untersuchte von *Lumbricus terrestris* nur ein Bauchmarkstück aus den mittleren Segmenten.

Hier liegen die drei epineuralen Neurochordröhren nicht unmittelbar nebeneinander, sondern sie sind getrennt unter sich durch die vom Horizontalseptum nach dem Epineurium zu aufsteigenden Verticalsepten. Sie nehmen etwa das obere Drittel des gesamten Bauchmarkes ein und ihre Achsen liegen etwa in einer horizontalen Ebene. Die mittlere Röhre ist die weiteste, sie hat einen ovalen Querschnitt, dessen längere im Durchschnitt etwa 114 μ messende Achse horizontal liegt. Die verticale Achse hat eine Größe von etwa 90 μ. Die seitlichen Neurochordkanäle haben eine mehr dreieckige Form und ihre Dimensionen betragen horizontal etwa 50 μ, vertical etwa 62 μ. HALLER glaubte feststellen zu können, daß bei *Lumbricus*-Formen mit abgeflachtem Bauchstrang (wie z. B. *L. terrestris*) die mittlere Röhre drehrund, die seitlichen dagegen etwas dreieckig seien; bei solchen mit drehrundem Bauchmark (wie z. B. *Lumbricus communis*) dagegen alle drei Röhren mehr oval seien und ihre längere Achse verlaufe dann dorso-ventral. Dies scheint meinen Präparaten nach nicht zuzutreffen, im Gegenteil schwankt auch hier, ganz ähnlich wie bei *Branchiura*, wenn auch in viel geringerem Maße, die Form der Röhren, so daß bald einmal die verticale, bald einmal die horizontale Achse die größere sein kann.

Lumbricus communis (untersucht die letzten sieben Segmente).
(Textfig. 7 u. 8.)

Die drei Neurochordkanäle liegen endoneural und sind unter sich getrennt durch die beiden Verticalsepten; soweit diese vorhanden sind. Von der nervösen Fasersubstanz trennt sie nur ihre eigen Wandung. Die lateralen Röhren liegen etwas tiefer als die mediane, so daß ihre obere Seitenlinie etwa in die Höhe der Mittelachse der letzteren zu liegen kommt. Sie nehmen etwa das oberste Sechstel der ganzen

Bauchmarksmasse ein. Der Querschnitt war auf allen meinen Schnitten fast drehrund, was also auch mit HALLERS oben angeführter Beobachtung nicht übereinstimmt. Im letzten siebenten Segment war der Durchmesser des unpaaren Neurochords etwa 7 μ, der der paarigen etwa 12,5 μ. Daß hier die letzteren die größeren sind beruht darauf, daß das siebente Segment vor dem Körperende schon in der Region liegt, wo die mediane Röhre sich allmählich zuspitzt. Sie findet im vorletzten Segment ihr Ende. Die lateralen Neurochorde laufen noch etwas weiter bis in den Bereich des letzten Septums, um dort ebenfalls zugespitzt zu enden. Dieses Verhalten ist gerade umgekehrt wie das von VIGNAL bei *Lumbricus terrestris* beobachtete, wo die mittlere Röhre weiter lief als die seitlichen, stimmt aber mit den von mir gemachten Beobachtungen bei *Branchiura* überein.

Alma nilotica (untersucht das Kopfende und die ersten sich anschließenden Segmente). (Textfig. 10 u. 11.)

Von den drei epineural liegenden Neurochorden tritt das mediane zuerst auf und zwar unmittelbar hinter dem Eintritt der Schlundcommissuren in das Unterschlundganglion. Es zeigt sich als eine blind anfangende feine Spitze einer Röhre, die sehr rasch an Lumen zunimmt, und seitlich zusammengedrückt erscheint. Sie wird rasch rundlicher und nimmt auch schnell an Größe zu. Zu Anfang des letzten Drittels des Unterschlundganglions, der Durchmesser des Neurochords beträgt etwa 15 μ, treten dann die lateralen Neurochordröhren hinzu. Sie entstehen nicht direkt neben der medianen Röhre, sondern etwas von ihr entfernt zwischen den Fasern der mit dem Epineurium verschmolzenen Stützsubstanzscheide der Längsfaserzüge. In ihrem Verlauf nach hinten nehmen sie nur sehr langsam an Größe zu im Gegensatz zu der medianen Neurochordröhre. Im vierten Ganglion hat diese eine längliche Gestalt mit oberem stumpferem Ende. Sie reicht über die obere Hälfte des Bauchmarkes hinab mit einer verticalen Ausdehnung von etwa 44 μ (Lichtung) und einer Breitenausdehnung von etwa 25 μ. Die lateralen Röhren sind etwa kreisförmig mit einem Durchmesser von etwa 12 μ. Sie lagern so neben dem medianen Neurochord, daß die Verbindungslinie der Mittelpunkt ihrer Querschnitte etwa ein oberes Viertel der ersteren abschneidet. Innerhalb der Connective können sie aber so weit dorsal verschoben sein, daß das sie überziehende Epineurium vorgebuchtet wird und dann fällt die Verbindung ihrer Mittelpunkte auf dem Querschnitt ganz außerhalb des Bauchmarkes. Es entstehen so auf dessen dorsaler Seite längs der

Connective zwei firstartige Erhebungen. Diese Lagerung der lateralen Neurochordröhren erinnert somit an die Lage des ganzen Neurochordsystems bei *Branchiura.*

Perichaeta coerulea (untersucht ein Bauchmarkstück aus mittleren Segmenten eines noch jungen Tieres). (Textfig. 15 u. 16.)

Die drei epineuralen Neurochorde liegen in den drei Abschnitten des Bauchmarkes, die gebildet werden von den dorsalen Teilen der die beiden Faserzüge umhüllenden Stützsubstanzscheiden und dem diese verbindenden Horizontalseptum, dem Epineurium und den vier kleinen Verticalsepten. Sie nehmen etwa das oberste Viertel des Bauchmarkes ein. Die Querschnitte der Röhren sind oval mit einer längeren horizontalen Achse und einer kürzeren verticalen. Die Dimensionen der Lichtung stellten sich für die mediane Neurochordröhre dar als etwa 70 μ : 45 μ und für die lateralen etwa 42 μ : 26 μ.

Megascolex musicus v. Horst (Textfig. 13 u. 14).

Dieser besitzt vier epineurale Neurochorde und stimmt damit überein mit der von Beddard beschriebenen Form *Pleurochaeta Moseleyi.* Drei davon liegen etwa in einer Horizontalen, das Vierte liegt senkrecht unter dem medianen Neurochord zwischen den beiden Längsfaserzügen des Bauchmarks und reicht bis etwa zu dessen unterer Hälfte hinab. Die lateralen Neurochordröhren haben kreisförmigen Querschnitt von etwa 44 μ Lichtung in den mittleren Segmenten. Der mediane Kanal ist von ovaler Gestalt mit verticaler großer Achse von etwa 75 μ und horizontaler Achse von etwa 62 μ. Die submediane Neurochordröhre ist ebenfalls seitlich abgeplattet und ihre Dimensionen sind 62 μ : 50 μ. Bei einem anderen Exemplar beobachtete ich nur drei Neurochordröhren in der typischen Lagerungsweise wie bei *Perichaeta coerulea.* Bei diesem Exemplar, das noch nicht ganz ausgewachsen war, untersuchte ich vor allem das Vorderende des Bauchmarkes, die Schlundcommissuren und das Oberschlundganglion. Das mediane Neurochordrohr beginnt kurz nach dem Eintritt der Schlundcommissuren in das Unterschlundganglion mit einer feinen etwas aus der Mittellinie nach rechts verschobenen Spitze. Nur ganz allmählich nimmt der Querschnitt der Röhre zu und sie rückt auch bald in ihre Mittelstellung hinein. Kurz vor dem Austritt aus dem Unterschlunganglion treten auch die lateralen Neurochordkanäle auf. Sie erscheinen ebenfalls sehr fein ausgezogen; während aber die mediane etwas unterhalb des Epineuriums beginnt, treten die lateralen dicht unter demselben

auf. Von einem gemeinsamen Ursprung der drei Neurochordkanäle aus einem Stammkanal ist hier nichts zu beobachten, wie auch ein solcher bei *Alma nilotica* nicht vorhanden war.

Aus dem alten von v. Horst 1884 gesammelten Material untersuchte ich auch noch das caudale Ende des Bauchmarkes. Leider fand ich in bezug auf den Verlauf der Neurochordröhren und auch auf deren Anzahl (ich konnte stellenweise bis sieben kleine Kanäle zählen) so wirre Bilder, daß ich mir keine rechte Vorstellung über die Neurochorde und ihre Endigungen machen konnte. Es liegt hier vielleicht die Vermutung nahe, daß das Hinterende einmal regeneriert wurde und die Neurochordkanäle sich dabei aufspalteten.

Eunice violacea (Textfig. 20—22).

Hier tritt nur eine Neurochordröhre auf, welche zuerst von Ehlers entdeckt und als »Centralkanal« bezeichnet wurde. Die Lage dieses Kanals ist von der bei den vorher beschriebenen Formen ganz abweichend; er liegt nämlich auf der ventralen Seite des Bauchmarks. Innerhalb des Connectives liegt er epineural und ist von der Fasersubstanz getrennt durch die Stützsubstanz des inneren Randsaumes des Epineuriums. Sobald der Kanal aber in das Ganglion eintritt, ändert er seine Lage, d. h. er liegt nun endoneural, oberhalb des inneren Randsaumes des Neurilemms. Er beginnt als Kanal mit einem kreisförmigen Lumen von etwa 60 μ : 20 μ am Anfange des Unterschlundganglions; in dessen Anfangsstrecke ist der Centralkanal oder das Neurochord etwas dorsal in die Höhe gestiegen. Jederseits sendet er einen Zweig in die Wurzel der Schlundcommissur; wie weit dieser dort vordringt läßt sich nicht genau sagen, da die Schlundcommissurwurzeln auf Querschnitten senkrecht zur Körperachse mehr oder weniger schräg getroffen werden und sich der Kanal dann leicht der Beobachtung entzieht. In den aufsteigenden Teilen der Schlundcommissuren ließ er sich nicht mehr feststellen. Hamaker beobachtete für *Nereis virens* Sars. ein ganz ähnliches Verhalten, doch konnte er die »lateralen Fasern« etwas weiter verfolgen, nämlich bis in die Nähe des Commissurganglions, d. h. also bis nahe zum Eintritt in das Oberschlundganglion.

Die Form der Neurochordröhre variiert auch hier ganz bedeutend. In den mittleren Segmenten ist sie innerhalb der Connective mehr oder weniger flach gedrückt, dabei kann die ventrale Seite eben oder schwach nach innen gebogen sein. Die mittleren Maße für diese bogenförmigen Querschnitte betragen in der horizontalen etwa 130 μ, in der verticalen etwa 50 μ. Einmal beobachtete ich eine ganz flach ge-

drückte Stelle, für die die Maße etwa folgende waren: Horizontal etwa 111 μ, vertical 30 μ. Im Ganglion der Bauchmarkskette wird der Querschnitt mehr und mehr rundlicher (h., 121 μ : v., 81 μ), manchmal fast kreisrund (h., 120 μ : v., 105 μ). Neben diesen regelmäßigen Querschnitten kommen auch noch ganz abweichende vor, so gleichseitig dreieckige mit horizontaler Basis von etwa 121 μ und einer Höhe von etwa 81 μ oder solche, die an die Gestalt einer phrygischen Mütze erinnern.

Wandung der Neurochordröhren.

Lumbricus terrestris.

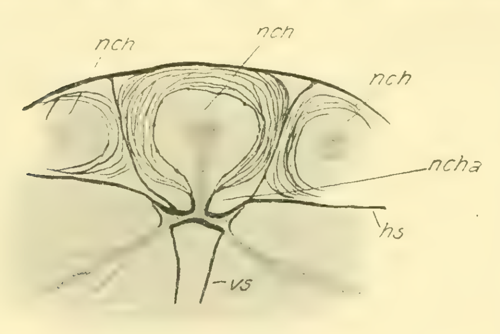
Claparède untersuchte zuerst diese Form auf den Bau und das Verhalten der Neurochordröhrenwandung hin und beobachtete eine Anzahl kernloser Hüllen, die mehr oder weniger dicht zusammenlagen und bis 15 sich steigern konnten. Vignal beobachtete die starke rasche Schwarzfärbung der Scheide bei Behandlung mit Osmiumsäure und die Tiefblaufärbung mit »Bleu quinoléine«. Beide Reaktionen deuten ihm auf eine fettartige Substanz, die er aber nicht als dem Myelin der Wirbeltiernerven gleichgesetzt wissen will, wie Leydig es für seine Beobachtungen an *Lumbricus agricola* nahelegte und Schultze in seiner Arbeit »Über die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen« und Langerhans für *Prionospio Steenstrupi* Mlgrn. es aussprachen. Friedländer wird auf Grund seiner Reaktionsversuche in der oben schon erwähnten Arbeit auch zu dem Schlusse geführt, daß die Wandung der Neurochorde Myelin enthält ganz analog wie die Wirbeltiernervenfasern, und in einer späteren Arbeit bezeichnet er sie als bestehend aus »mehr oder minder nervenmarkhaltiger Stützsubstanz«. Haller spricht den Neurochorden soweit er *Lumbricus*-Formen in Betracht zog, den Besitz einer eigenen besonderen Hülle ab; sie stellen sich nach ihm einfach dar als Hohlröhren in der Neurogliahülle des Bauchmarks, worunter er das versteht, was ich stets als Epineurium bezeichnet habe. Das Vorhandensein einer nicht nervösen Scheide um die Neurochorde weist Leydig ebenfalls ab. Nach ihm wird die Umgebung der »Riesenfasern«, ausgefüllt von Nervenröhren gewöhnlicher Stärke. Solche Nervenröhren liegen um die Riesenfaser besonders eng zusammen und dadurch wird auf Querschnitten der dunkle Rand der Neurochordröhre vorgetäuscht.

Ich wandte als Konservierungsmittel stets $^1/_2$%ige Chromsäure und etwas Formol an und als Farbstoff das eine Mal Delafieldsches

Hämatoxylin, das andre Mal WEIGERTsches Kupferacetat-Hämatoxylin. In beiden Präparaten stimmte das optische Verhalten der Wandung überein, sie war stark lichtbrechend. Bei der ersten Färbung folgt auf die Stützsubstanzsepten eine große Anzahl von teils konzentrischen, teils sich berührenden und schneidenden dünnen lamellösen Häutchen; (Taf. IX, Fig. 1, 8.). Je weiter man vom Rand nach innen vorgeht, desto weiter liegen die Lamellen voneinander entfernt und desto mehr wird das Gefüge weniger eine konzentrische Schichtung als vielmehr ein weites Maschenwerk. Nach innen zu wird die Wandung begrenzt von einer derberen Schicht. Diese erscheint nicht mehr so homogen wie die vorhergehenden. Bei stärksten Vergrößerungen (WINKELS homogene Immersion 1 : 24 und Complanat-Ocular 4 = 1700fache Vergrößerung) zeigt dieser innere Randsaum der Wandung zahlreiche Zellverdickungen, in denen kleine Kerne liegen von etwa 1 μ : 2 μ. Bei Anwendung des WEIGERTschen Verfahrens stellte sich die Wandung ebenfalls aus mehreren Schichtlamellen bestehend dar. Sie zeigen nach der Außenseite zu, wo sie dichter zusammen liegen, die gleiche schwache gelbliche Färbung der Stützsubstanzfasern der Septen. Genau wie dort finden sich auch hier darin schwarz gefärbte Körnchen. Vielleicht ist das ein Zeichen, daß die äußere Wandung des Neurochords gleichen Ursprungs ist mit der inneren Stützsubstanz des Bauchmarks. HALLER sagte in seiner letzten Arbeit über diesen Punkt schon aus: »die Neurogliahülle um die Neurochorde hängt mit dem allgemeinen Neuroglianetz zusammen«. Ganz treffen sich abgesehen von der Benennung seine Angaben und Abbildungen mit meinen Beobachtungen nicht. Seine Neurogliahülle entspricht der Abgrenzung die hervorgerufen wird durch die Horizontalsepten und die oberen, kleinen Verticalsepten und den dorsalen Teil des Epineuriums. Es findet sich aber dann für die eigentliche konzentrisch-geschichtete Wandung der Neurochordröhre kein Homologon, wenn nicht die von ihm angegebenen und gezeichneten Stützfasern, die an die Nervenfaser im Neurochord herantreten, damit zusammenzubringen sind. Für die innere kernhaltige Wandung findet sich aber bei HALLER kein Gegenstück. Besser schon lassen sich die Befunde VEJDOVSKYS für Rhynchelmis mit den meinigen für Lumbricus in Vergleich setzen. Dort beobachtete VEJDOVSKY ebenfalls eine doppelte Wandung um die Neurochordröhre. Die lamellösen Fasern in der äußeren Scheide faßt er auf als modifiziertes Cytoplasmareticulum der ursprünglichen Gliazellen des embryonalen Bauchstranges und sie entspricht wohl der von mir beschriebenen geschichteten oder netzartigen Wandung. Eine

zweite innere bei *Rhynchelmis* ähnlich wie die erste gebaute Scheide mit ebenfalls seltenen Kernen würde dann der kernhaltigen bei *Lumbricus terrestris* entsprechen.

Ein weiterer wichtiger Punkt für die Beurteilung der Neurochordröhren ist die Frage, zeigt sich die Röhre in ihrem Gesamtverlauf allseitig geschlossen oder aber finden sich Öffnungen und Abzweigungen an ihr? Für *Lumbricus*-Formen wurden Abzweigungen der Neurochordröhren von Leydig und Claparède den ältesten Autoren dieser Organe nicht beobachtet, wohl aber von Haller in seiner jüngsten Arbeit »Über das Bauchmark«. Jede Kolossalfaser zerfällt nach ihm an dem oralen und analen Ende in zahlreiche Äste und treten alle drei innerhalb ihres Verlaufes durch Commissuren in Verbindung. Solche habe ich auf meinen Präparaten nie gefunden. Doch fand ich Bilder, die ganz an die von Hönig für *Criodrilus lacuum* gegebenen erinnern. Ich fand für die mediane sowohl wie die lateralen Neurochordröhren in jedem Segment an derselben Stelle wiederkehrende ventralwärts gerichtete Öffnungen in den Wandungen. Es waren für die mittlere Röhre innerhalb eines Segmentes zwei, für die lateralen je drei vorhanden. Die der medianen Röhre lagen in der Höhe der austretenden peripheren Nerven, die der lateralen lagen zwei innerhalb der eben genannten und zwar für die beiden Seiten auf gleicher Höhe jeweils kurz hinter bzw. vor dem Nerven. Das dritte Paar lag zwischen dem Septum und dem peripheren Nerven. Diese Öffnungen stellten sich nun nicht als einfache Durchbrechungen der Lamellen der Wandung dar, sondern es zeigte sich bei den lateralen Neurochorden dort eine ventralwärts gerichtete trichterförmig vorgestülpte Wandverdickung (Taf. IX, Fig. 8 *ncha*). Es macht den Eindruck, als wenn hier die einzelnen lamellösen Hüllen fest zusammengefaßt seien. An diese trichterförmigen Gebilde, die die Horizontalsepten durchbrechen, setzt sich eine mehrfach gebogene, sehr dünne Röhre an, aus Stützsubstanz bestehend, die sich in einigen Fällen zu einer besonders groß gestalteten



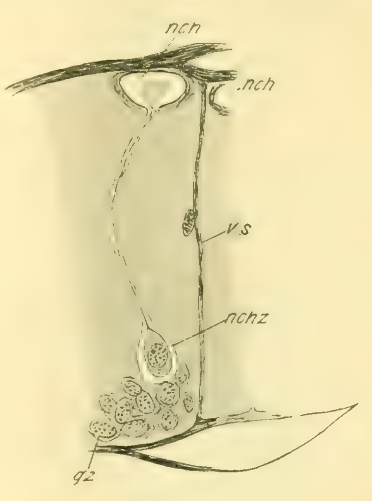
Textfig. 31.

Lumbricus terrestris. Doppelte Neurochordrohrabzweigung (Schema). *hs*, Horizontalseptum; *nch*, Neurochordröhren; *ncha*, Neurochordrohrabzweigung; *vs*, Verticalseptum.

Zelle (Taf. IX, Fig. 8 *nchz*) innerhalb der Ganglienzellenlage verfolgen läßt. Etwas komplizierter gestaltet sich die Sache bei der medianen Röhre. Hier findet sich ein ganz analog gebildeter Trichteransatz vor, doch stellt dieser einen Doppeltrichter dar (Textfig. 31; Taf. IX, Fig. 1). Es setzen sich nämlich zwei Ansatzröhren an, die je eine in eine der Bauchmarkshälften hinein verläuft. Es ist nach einigen Präparaten zu urteilen nicht ausgeschlossen, daß von diesen Zweigkanälchen eine abermalige Abzweigung stattfindet, die in die peripheren Nerven zieht; jedoch will ich hier kein abschließendes Urteil fällen. Die Bedeutung dieser Seitenästchen des Neurochords will ich unten näher erörtern.

Lumbricus communis.

Nicht so klar zu übersehen sind die Verhältnisse bei *L. communis* bezüglich des Baues der Wandung und der Abzweigung. Hier, wo die Neurochordröhren ganz in die nervösen Fibrillenmasse eingelagert sind, erscheint die Wandung an dem von mir untersuchten Hinterende in einer Stärke von etwa $4^1/_2 \mu$. Sie besteht aus dicht aneinander liegenden stark lichtbrechenden Lamellen (Textfig. 32). Stellenweise treten in den äußeren Lamellen Kerne auf, von etwa 4,5 μ Längenausdehnung. Die innerste Kontur der Neurochordwandung erscheint etwas dunkler und auch schärfer als die übrigen Bestandteile. Auch hier zeigt die Wandung Durchbrechungen ohne aber eine ähnliche trichterartige Ansatzstelle für die Abzweigungen erkennen zu lassen. An die Öffnung setzt sich eine ganz dünn bewandete Zweigröhre an, die unten am blinden Ende eine besonders große, zwischen den Ganglienzellen liegende, Zelle enthält. (Textfig. 32) Es scheint als wenn hier, es kommen in den untersuchten Endsegmenten nur noch die lateralen Neurochorde in Betracht, die Abzweigungen auch mit den abgehenden peripheren Nerven zusammenfielen. Wenigstens konnte ich dort jedesmal das Auftreten der großen Zelle beobachten, ohne jedesmal den dazu ge-



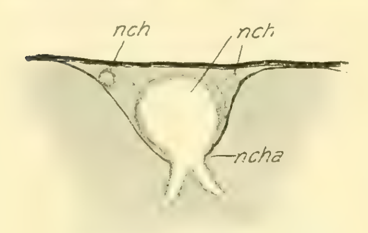
Textfig. 32.

Lumbricus communis. Querschnitt durch das Bauchmark in der Höhe einer Abzweigung eines lateralen Neurochordrohres. Vergr. etwa 173. *gz*, Ganglienzellen; *nch*, Neurochordröhren; *nchz*, Neurochordzelle; *vs*, Verticalseptum.

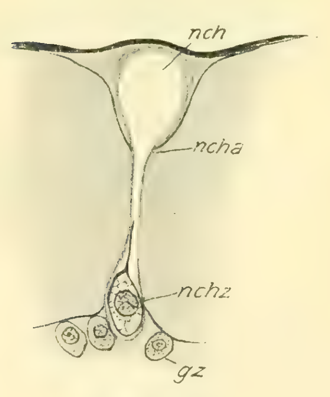
hörigen Abzweigkanal sicher konstatieren zu können. Ähnliche große Zellen kommen hin und wieder übrigens auch an andern Stellen des Bauchmarkes vor.

Alma nilotica.

Auch hier besteht die Wandung der Neurochorde aus einer mehr oder weniger konzentrisch angeordneten Schichtenlage feiner lamellöser Hüllen. Die innerste ist ganz ähnlich wie bei *L. terrestris* gestaltet. Sie ist etwas derber als die übrigen und zeigt auch stellenweise Zellverdickungen. Hin und wieder konnte ich darin Kerne nachweisen. Diese waren stark chromatinführend und zeigten eine Größe von etwa 4,5 μ : 1,5 μ. Im Unterschlundganglion lassen sich nun zwei verschiedene Arten von Abzweigungen aus dem hier nur normal ausgebildeten medianen Neurochord beobachten, und zwar stets auf gleicher Höhe mit den austretenden Nerven. Solcher sind hier vier Paar vorhanden, von denen die beiden mittleren mit ihren Wurzeln fast zusammenstoßen und so eine Art Doppelnerv bilden. In der Höhe der beiden einfachen Nerven (also I u. IV) zeigen sich auf der Ventralseite des medianen Neurochords zwei dicht nebeneinander liegende Wanddurchbrechungen, an die sich mehr oder weniger weit zu verfolgende Zweigröhren ansetzen (Textfig. 33). In der mittleren Höhe der beiden mittleren peripheren Nerven befindet sich nur je eine Abzweigung aus dem Neurochord, die sich ganz analog wie bei den *Lumbricus* Formen verhält, d. h. an ihrem Ende eine große Zelle enthält (Textfig. 34). Das Auftreten solcher Zellen konnte ich in den weiter hinten liegenden Segmenten immer nur einmal im Segment beobachten, ohne aber eine damit korrespondierende Neurochordabzweigung finden zu



Textfig. 33.
Alma nilotica. Doppelte Neurochordabzweigung. Vergr. 360. *nch,* Neurochordröhren; *ncha,* Neurochordabzweigungen.



Textfig. 34.
Alma nilotica. Einfache Neurochordabzweigung. Vergr. 360. *gz,* Ganglienzellen; *nch,* Neurochordrohr; *ncha,* Neurochordabzweigung; *nchz,* Neurochordzelle.

können. Größere Zellen sind auch in der Nähe der Doppelabzweigungen zu beobachten, und bin ich geneigt, sie als mit diesen zusammengehörig anzusehen. Ich möchte hier auch noch erwähnen, daß sowohl bei *Alma nilotica* als auch bei den beiden *Lumbricus*-Formen Abzweigungsstelle und Zelle nicht auf einem Querschnitt liegen, vielmehr erweist sich der Verlauf der Abzweigung als ein mehr oder weniger schief gerichteter.

Megascolex musicus, *Perichaeta coerulea*.

Für diese beiden Formen beschränke ich mich bezüglich der Wandung nur auf ganz kurze Angaben. *Megascolex* läßt zahlreiche lamellöse Hüllen erkennen mit einer etwas derberen innersten. Bei einem nicht ausgewachsenen Tiere zeigen sich die Hüllen im ganzen als etwas derber. Abzweigungen oder Durchbrechungen sah ich nie. Eine ganz jugendliche Form von *Perichaeta* ließ in dem mir überkommenen fixierten Zustande wenige dünne Hüllen erkennen. Auch hier sah ich keine Abzweigung. Die Wandung beider Formen führt keine Kerne und ist stark lichtbrechend.

Eunice violacea.

Die Wandung der Neurochordröhre stellt sich bei dem in Sublimat und Alkohol 70—90%ig konservierten Neapeler Material dar als eine etwa 3 μ dicke aus konzentrisch verlaufenden Fasern und mit DELAFIELDschem Hämatoxylin sich braungelb färbende Substanz von starkem Lichtbrechungsvermögen. Sie enthält zahlreiche Kerne, deren mittlere Größenmaße etwa 10,5 μ : 1,5 μ betragen. Das reichliche Chromatin ist darin in Gestalt feiner Körnchen ausgebildet. Die Wandung ist allseitig geschlossen und läßt keine Durchbrechung erkennen. Einer eigentümlichen Bildung möchte ich jedoch hier gedenken. Es ist das eine am Vorder- und Hinterende der Ganglien auftretende seitliche Wandverdickung. Sie liegt abwechselnd rechts und links und verursacht das oben erwähnte Aussehen der Neurochordröhrenlichtung wie eine phrygische Mütze; doch ist mir ihre Bedeutung unklar geblieben. Von besonders hervortretenden größeren Zellen zwischen den Ganglienzellen, die mit dem Neurochord in Zusammenhang treten und wie sie für Polychäten mehrfach beobachtet und beschreiben worden sind (SPENGEL, LEWIS, ASHWORTH u. a.) konnte ich nichts feststellen.

Aus diesen aufgeführten Angaben etwas über die Natur der Neurochordwandung auszusagen ist schwer. Der Zerfall in einzelne Lamellen

bei Behandlung mit Sublimat kann für eine bindegewebige Natur sprechen, wie ich oben schon ausführte. Die starke Lichtbrechung bei allen untersuchten Formen tritt ganz in derselben Stärke auch bei dem Epineurium und der Stützsubstanz auf. Für *Megascolex* ist noch zu erwähnen, daß von dem zelligen Epineurium nur die dichteren Randsäume stark lichtbrechend sind. Die beiden angeführten Faktoren könnten vielleicht dazu verleiten, die ganze Wandung der Neurochordröhre für identisch mit der das Epineurium und die Stützsubstanz bildenden Substanz anzusehen. Diese Auffassung wird ja in zahlreichen Untersuchungen vertreten. So von Claparède — »tissu connectif«, Eisig — »aus Neurilemm entstanden«, Lang — »Neurilemm«, Hönig — »Gliazellen verschiedener Beschaffenheit«, Ashworth — »Glia fibrils«, Vejdovsky — »ursprüngliche Gliazellen«, Nansen — »connective substance«. Diesen Ansichten möchte ich auf Grund meiner Untersuchungen nicht ganz beitreten. Ich unterscheide vielmehr für die von mir betrachteten Anneliden eine äußere derbere Hülle, die sich unter dem Einfluß von Sublimat in Lamellen auflöst (ähnlich wie Bindegewebe) und eine innere feine Hülle, die sich bei einigen der untersuchten Formen durch zellige Verdickungen und auch durch Kerne auszeichnet. Diese innere Schicht läßt sich keineswegs identifizieren mit den Bestandteilen des Epineuriums oder der Stützsubstanz, da die Kerne, wie die Tabelle zeigt, an Größe hinter deren sehr zurückstehen.

	Neurochordwand		Stützsubstanz
	innere	äußere	
Branchiura Sowerbyi	1 μ : 0,3 μ	-	7 μ : 3 μ
Lumbricus terrestris	1 μ : 2 μ	—	8 μ : 3 μ
» *communis*	—	4,4 μ	3 μ : 3 μ — 7 μ, 3 μ : 1,5 μ
Alma nilotica	4,4 μ : 1,5 μ	—	10 μ : 2,5 μ
Eunice violacea	10,5 μ : 1,5 μ		4,5 μ : 3 μ

Die äußere Neurochordwand ist im allgemeinen kernlos und nur bei *Lumbricus communis* fand ich darin Kerne vor, dort war die innere Hülle kernlos, zeichnete sich aber durch dunklere Färbung aus. Es treten dann in der Literatur noch andre Angaben über die Substanz der Neurochordwandung auf, die ich der Vollständigkeit halber noch erwähnen möchte. So spricht Leydig von einhüllendem *Spongioplasma* benachbarter Nervenröhren, Vejdovsky bei Enchytraeen von knorpelartiger Substanz, Vignal von einer Fettsubstanz und Friedländer von mehr oder minder nervenmarkhaltiger Stützsubstanz.

Inhalt der Neurochordröhren.

Lumbricus terrestris.

FRIEDLÄNDER gibt in seinen mehrfach erwähnten Untersuchungen auch hierfür an, wie verschieden die einzelnen Fixierungsflüssigkeiten wirken. Von allen von ihm angeführten wandte ich nur Chromsäure mit etwas Formol an. Er gibt für Chromsäurehärtung eine starke Schrumpfung des Inhaltes an. Ich jedoch konnte eine solche in der Regel nicht beobachten. Das ganze Lumen war meist ausgefüllt von einer mit Hilfe der WEIGERTschen Methode nur ganz schwach gelblich gefärbten Substanz. Bei sehr starken Vergrößerungen erscheint die Inhaltsmasse körnig oder punktiert. DELAFIELDsches Hämatoxylin färbt den Inhalt fast gar nicht, läßt aber in der Regel ein dunkleres Centrum erkennen. An den Stellen nun, wo die Wandung des Neurochords Durchbrechungen zeigt, geht von dem dunkleren Centrum ein deutlicher, sich ebenfalls dunkel abhebender Faserzug durch die übrige Inhaltsmasse hindurch und setzt sich in den abzweigenden Kanal hinein fort (Taf. IX, Fig. 8). Nur sehr selten gelang es mir diesen nur sehr feinen Faden, denn als solcher tritt er in seinem ventralwärts gehenden Verlauf auf, weit in den Abzweigkanal zu verfolgen. An seinem ventralen Ende nimmt er an Stärke wieder etwas zu und setzt sich in Verbindung mit einer der schon oben erwähnten großen Zellen (Taf. IX, Fig. 8 *nchz*). Diese hat eine Größe von etwa 24 μ : 13 μ und ist mit einem sich mit DELAFIELDschem Hämatoxylin stark tingierenden wabigen Plasma angefüllt. In ihrer Mitte liegt ein kreisförmiger Kern von etwa 10 μ Durchmesser. Er zeigt nur spärliches, netzförmig angeordnetes Chromatin und einen sehr großen Nucleolus. Von den übrigen Ganglienzellen unterscheidet sie sich hauptsächlich durch ihre Breite, die diese um das Doppelte übertrifft. Die eben beschriebenen Verhältnisse beziehen sich auf die lateralen Neurochorde; die des medianen Neurochords konnte ich nicht so eingehend feststellen. Auch hier setzt sich das dunklere Centrum in das abzweigende Doppeltrichterrohr fort (Textfig. 31), entzog sich dann aber der weiteren Beobachtung infolge der dichteren Wandung des Abzweigkanals. Die diesen Abzweigungen wahrscheinlich korrespondierenden Zellen waren zu beobachten; wie diese jedoch, die jedesmal nur in der Einzahl ventral zwischen den Verticalsepten gelegen zu beobachten sind, mit dem Neurochordinhalt durch die beiden Eintrittsöffnungen in Verbindung treten, vermochte ich nicht festzustellen.

Lumbricus communis.

Für diesen nahen Verwandten der oben behandelten Form sind die Verhältnisse ganz analog. Von den lateralen Neurochorden, deren Inhalt hier nicht den ganzen Hohlraum ausfüllt, aber sonst bezüglich der Färbung mit DELAFIELDschem Hämatoxylin sich ebenso wie der von *L. terrestris* verhält, geht ein feiner Faden aus, durchläuft die Abzweigkanäle und verbindet sich mit der in dessen ventralen aufgetriebenem Ende gelegenen großen Zelle (etwa 20 μ : 10 μ) (Textfig. 32). Der Kern ist kugelig, 6—7 μ groß und zeigt einen deutlichen Nucleolus und ein deutliches Chromatingerüst. Die Zelle ist fast doppelt so groß wie die Ganglienzellen. Diese Beobachtung eines feinen axialen Fadens innerhalb einer bewandeten Abzweigung vom Neurochordrohre findet ihr genaues Abbild nur in den Feststellungen HÖNIGS für *Criodrilus lacuum*.

Vergleiche ich mit diesen Befunden für *Lumbricus* die andrer Autoren, so zeigt sich vor allem einmal, daß auch die lateralen Neurochordinhalte innerhalb des Bauchmarkes in Verbindung treten mit Zellen. Eine Beobachtung, die die HALLERS in seiner neuesten Arbeit ergänzt. Er stellt dort nur für die mediane »Kolossalfaser« solche Verbindungen fest. Anastomosen unter den Fortsätzen aus den lateralen Neurochorden, wie FRIEDLÄNDER sie beschreibt und abbildet, sah ich nicht.

Alma nilotica.

In der von mir untersuchten Vorderregion von *Alma nilotica* erwies sich die Neurochordröhre erfüllt mit faseriger Masse. Stellenweise war sie ganz leer. Innerhalb der Ganglienzellenschicht liegen nun die oben[1] schon erwähnten Zellen, die sich durch besondere Größe auszeichnen, und die, wenigstens für die einfachen Abzweigungen läßt sich das nachweisen, in dem erweiterten ventralen blinden Ende der Abzweigkanälchen liegen (Textfig. 34). Sie haben eine Größe von etwa 30 μ : 22 μ, während die Maße für die regulären Ganglienzellen nur etwa 20 μ : 15 μ betragen. Das Plasma, das sich durch die Konservierung von der Zellwand losgelöst und sich central zusammengezogen hat, erscheint blasig. Die Kerne, die etwa 9 μ : 5 μ groß sind, besitzen ein dichtes Chromatinnetz. Auffallend ist, daß sich das Plasma dieser Zellen weit dunkler färbt als bei den benachbarten Ganglien-

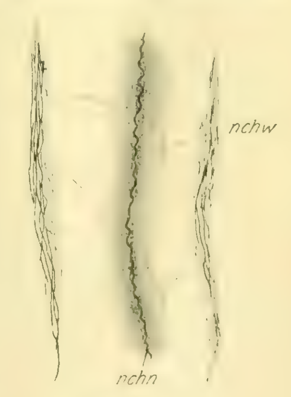
[1] Wandung der Neurochordröhre: *Alma nilotica.*

zellen. Von den »großen Zellen« aus läßt sich ein feiner Faden verfolgen, der in dem Abzweigkanal des Neurochords axial nach oben zieht, um kurz vor dem Eintritt in das Neurochord sich stets der weiteren Beobachtung zu entziehen. Die Zellen, die ich als mit den Doppelabzweigungen des Neurochords korrespondierend betrachte, treten auch nur jedesmal in der Einzahl auf, ganz analog, wie ich es für das mediane Neurochord von *Lumbricus terrestris* beobachtete. Auch hier bei *Alma* vermochte ich leider keinen direkten Zusammenhang mit dem Inhalt der Neurochordröhren festzustellen, wenn er auch mehr als wahrscheinlich sein dürfte.

Die hier für *Lumbricus* und *Alma nilotica* mitgeteilten Verhältnisse bezüglich des Zusammenhangs des Inhalts der Neurochorde mit großen Zellen stimmen im wesentlichen überein mit den Befinden VEJDOWSKYS für *Rhynchelmis*, HÖNIGS für *Criodrilus* und in größeren Modifikationen auch mit denen FRIEDLÄNDERS für *Lumbricus*.

Megascolex musicus.

Weitere interessante Befunde stellte ich für diesen Oligochäten fest. In dem einen untersuchten Exemplar, was der Größe nach wohl ein ausgewachsenes Tier sein dürfte, zeigten sich die Neurochorde in den allermeisten Fällen leer. Nur selten fand ich eine kleine Gerinnungsmasse darin vor. Mehr Inhalt fand ich in einem längsgeschnittenen Bauchmarkstücke. Hier zeigten sich unregelmäßige Schollen einer feinkörnig erscheinenden Gerinnungsmasse mit verwaschenen Rändern; diese Schollen färbten sich mit DELAFIELDschem Hämatoxylin schwach gelblich. Stellenweise gingen Ausläufer dieser Masse nach den Wandungen zu ähnlich wie es bei *Branchiura* vorkam. Ein ganz andres Bild ergab sich jedoch für den noch jugendlichen *Megascolex*. Auf Querschnitten fand sich hier eine dunkelblau gefärbte rundliche bis ovale central gelegene Masse vor, deren Ränder nicht immer scharf begrenzt waren, sondern stellenweise mit den innersten Lamellen der Neurochordwandung verliefen. Prüfte ich diese Gebilde auf Längsschnitten, so stellten sie sich dar als innerhalb des Neurochordlumens verlaufende Stränge von nicht immer ganz gleichem Querschnitt und



Textfig. 35.

Megascolex musicus. Längsschnitt durch ein Neurochordrohr. Vergr. etwa 366. *nchn*, Neurochordnerv; *nchw*, Neurochordwand.

dunkler Hämatoxylinfärbung. Bei Anwendung von sehr starken Vergrößerungen ließ sich innerhalb dieses Stranges noch ein dünner, schwach gewellter Achsenfaden erkennen (Textfig. 35).

Perichaeta coerulea,

ein ganz junges Exemplar, untersuchte ich nur auf Querschnitten und fand dort die gleichen Bilder, wie für *Megascolex musicus*.

Eunice violacea.

Zum Schlusse habe ich nun noch die Beobachtungen für *Eunice violacea* mitzuteilen. Hier erwies sich das Neurochordrohr bis auf die vorderste Partie des Bauchmarkes als völlig leer. Nur hier und da zeigten sich central gelagert ein paar wirr durcheinander gehende Faserreste. Kurz nach dem Eintreten der Schlundcommissuren in das Unterschlundganglion zeigt sich das Neurochordrohr erfüllt mit einer durch Delafieldsches Hämatoxylin blaß gelblich gefärbten, fein gekörnelten Substanz. Diese zieht sich nach vorn in die beiden Schlundcommissurzweige des Neurochords hinein und läßt hier auf den mehr längsgetroffenen Schnitten eine zarte faserige Struktur erkennen. Sie zieht auf der ventralen Seite entlang und wendet sich dann aber sehr bald nach innen in die Fibrillarmasse, wird immer feiner und entzieht sich schließlich ganz der Beobachtung. Eine Vereinigung mit einer besonders gestalteten Zelle fand ich nie. Verfolgt man die Inhaltsmasse der Neurochorde caudalwärts, so zeigt sie ein immer lockerer werdendes Gefüge, bis sie schließlich ganz verschwindet.

Zusammenfassende Betrachtung über Deutung und Funktion der Neurochorde.

Nach diesen mitgeteilten Beobachtungen bezüglich der Neurochorde gilt es nun zu prüfen, ob sie sich alle unter einen Gesichtspunkt ordnen lassen und welche Schlüsse sie über die Art des Inhalts und ihre Funktion erlauben. Zwei verschiedene Ansichten stehen sich da schon seit dem Auffinden der Neurochorde gegenüber; die einen Autoren erklären den Inhalt für nervöse Fasern, die andern hingegen für eine nicht nervöse Substanz oder eine Flüssigkeit, die nach der Fixierung eine Gerinnungsmasse erkennen läßt. Alle die Arbeiten zu zitieren, halte ich auch hier für überflüssig. Es gilt nur zu beleuchten, was für die eine und was für die andre Auffassung spricht. Der nervöse Charakter erscheint den meisten Autoren gesichert durch die mehrfache Beobachtung von faserigen Abzweigungen, die sich mit

Zellen, welche sie als Ganglienzellen auffassen, in Verbindung setzen. Auch Methylenblaufärbungen sind angewendet worden, wie z. B. von KRAWANY für den Regenwurm und es zeigte sich in der blaßblau gefärbten Hülle eine intensiv blaue Fibrille, die in der von ihm gegebenen Abbildung denselben Eindruck macht, wie der oben beschriebene feine axiale Faden im Neurochord von *Megascolex musicus*. RETZIUS, der auch die Frage nach der Art des Neurochordinhaltes berührt, spricht von Nervenfasern, die aber eine andre Beschaffenheit haben müssen wie die regulären Fasern des Bauchmarkes. Dieser Ansicht liegt wohl die Überlegung zugrunde, daß gleiche Fasern sich auch gleich gegen dieselben Reagenzien verhalten. Nun zeigte sich aber, daß die Nervenfibrillen des Bauchmarkes erhalten bleiben, während sehr oft die sogenannten Nervenfasern der Neurochorde sich nicht konservieren lassen. Diese Tatsache und die öfteren Befunde von Überresten in den Röhren führte dann weiter andre Autoren dazu, den nervösen Charakter ganz abzulehnen. Hierfür sprachen auch die Verhältnisse mit, wie sie bei den sedentären Polychäten gefunden werden, wo die einzelnen Neurochordröhren die Gesamtheit des Bauchmarkstranges oft weit an Größe übertrifft[1]. Die Gegner der Anschauung, die Neurochorde seien nervöse Organe, faßten sie dann meistens als einfache Stützorgane für das Bauchmark auf. EISIG nahm nun als erster eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Anschauungen ein. Er suchte an Capitelliden nachzuweisen, daß ursprünglich den Neurochorden nervöse Eigenschaften zukommen, daß sie Nervenfasern enthalten, die aber allmählich degenerieren und daß schließlich nur die in einer resultierenden Flüssigkeit befindlichen Überreste noch zu beobachten sind. Dieser von LANG aufgenommenen Lehre, möchte auch ich das Wort reden, da sich ihr fast alle meine Befunde gut unterordnen lassen. Durch sie läßt sich erklären, daß in den weitaus meisten Fällen *Branchiura Sowerbyi* in den Neurochordröhren nur Reste eines Inhalts zeigte, und daß, wenn das ganze Lumen erfüllt war, der Eindruck einer Gerinnungsmasse sich nicht abweisen läßt. Da es mir auf die Anatomie in erster Linie ankam, habe ich fast ausschließlich ältere, zum Teil sogar völlig geschlechtsreife Tiere geschnitten. Wie alt die untersuchten *Lumbricus*-Formen waren, läßt sich nicht aussagen, jedenfalls waren sie noch nicht geschlechtsreif. Auch die mitgeteilten Beobachtungen an *Alma nilotica* lassen sich mit Hilfe der EISIGschen

[1] Vgl. CLAPARÈDE, E., «Recherches sur la structure des annélides sédentaires». (Genève, Bale, Lyon). 1873. CUNNINGHAM, J. T., "On some points in the Anatomy of *Polychaeta*. (Journ. of microscop. Science. Vol. XXVIII. 1888.)

Ansicht erklären. Die Nervenfasern des Neurochords waren schon in Degeneration begriffen, während die in das Neurochord eindringenden Fasern noch teilweise erhalten waren. Diese Befunde sind vielleicht zum Teil noch problematisch, doch scheint mir *Megascolex* zur Stützung der Eisigschen Auffassung wohl geeignet. Das ausgewachsene Exemplar zeigt keinen Neurochordinhalt mehr, die Jugendform dagegen läßt eine deutliche Fibrille erkennen, der man ihren nervösen Charakter wohl nicht absprechen kann. Der hier beobachtete Achsenfaden entspricht wohl bei *Lumbricus* dem dunkleren Centralteil, der äußere Bestandteil dann der dort körnig erscheinenden Substanz. Bei der von mir untersuchten *Eunice* war der Degenerationsvorgang noch nicht völlig vor sich gegangen. Daß jedoch die faserige Inhaltsmasse sich in einer Art Auflösung befindet, läßt sich an dem caudalwärts eintretenden allmählichen Lockererwerden erkennen. Was nach erfolgter Degeneration mit den Abzweigkanälen geschieht, kann ich aus eigner Beobachtung nicht entscheiden. Ebenso entzieht sich mir, was aus den großen Zellen wird, und das ist wohl auch der schwierigste aber wichtigste Punkt in der ganzen Neurochordfrage. Daß die Zellen wirklich nervöser Natur sind, ist wohl nach den letzten Arbeiten Vejdovskys und vor allem Friedländers, Hallers und Hönigs nicht abzuweisen, dafür spricht denn auch ihre Lage und der mehrfach auch von mir wieder beobachtete Faserzug, der auch bei stärksten Vergrößerungen dasselbe Bild liefert, wie die Ausläufer der gewöhnlichen typischen Ganglienzellen. Zweierlei ist hier möglich, einmal die Degeneration erstreckt sich auch auf den Ausläufer der großen Zelle und diese selbst oder aber die Zelle bleibt bestehen, wenn auch ihre Verbindung mit dem nun als Stützorgan funktionierenden Neurochord unterbrochen wird. Eisig gibt an, daß an Stelle der vielfach durchbrochenen Scheide später eine allseitig hermetisch verschlossene tritt. Gänzlichen Aufschluß über diese Gebilde werden wir wohl erst dann bekommen, wenn die Entwicklungsgeschichte sich erst einmal allein mit ihnen befaßt hat. Einige Angaben liegen ja schon heute vor, so von Kowalevsky und Bülow für *Lumbricus*, von Vejdovsky für *Criodrilus*. Sie alle lassen das Neurochord oder besser seine Wandung aus einem kleinen mesodermalen Zellhaufen entstehen und sich in den jüngsten Stadien als soliden Strang anlegen. Vejdovsky jedoch widerruft seine Angabe später und gibt Gliazellen als Ursprung der Neurochorde an. Nach ihm soll auch die Neurochordwandung also nervöser Natur sein.

Werfen wir nun noch einmal einen Blick auf die Funktion der

Neurochorde, so geht es hier wie es mit der Deutung der Neurochorde ging, die Anschauungen gehen auseinander. Die Anhänger des nervösen Charakters der Neurochorde legen ihnen naturgemäß auch die Funktion von Nerven zu. Besonders beachtenswert erscheinen mir die Arbeiten von VIGNAL, FRIEDLÄNDER und HAMAKER. VIGNAL faßt die Neurochorde auf als den Teil des Bauchmarkes, der eine Vereinigung der beiden Längsstämme zu einem Ganzen herbeiführt, wenn er sagt: «Je pense que ces tubes sont destinés à assurer la solidarité des differentes parties de la chaine et surtout de ces deux moitiés, car je crois qu'elle ne le serait qu'insuffisamment par le peu de contact qu'ont les tubes nerveux de chaque moitié entre eux.» FRIEDLÄNDER sagt über die Funktion der Neurochorde aus: »Für Reaktionen, die den Wurm als ganzes betreffen, dienen die Neurochordröhren.« Das soll bedeuten, sie sind die einzigen Nervenfasern, die den Wurm in seiner ganzen Länge durchziehen, und sind damit die Nerven, die die Zuckbewegungen, die sämtliche Segmente gleichzeitig vornehmen, hervorrufen. Ganz ähnlich spricht sich HAMAKER aus.

Die Vertreter des nicht nervösen Charakters sehen in den Neurochorden meistens, wie schon oben angedeutet, ein Stützorgan[1], das bei den Windungen des Wurmes eine Knickung des Bauchmarkes verhindern soll und so also in gewisser Beziehung der Wirbeltierchorda analog zu setzen sei. Diese mechanische Auffassung wird gestützt durch ältere Angaben VEJDOVSKYS, der eine Korrelation zwischen Hautmuskelschlauch und Neurochord feststellte und zwar folgender Art: Ist der Hautmuskelschlauch schwach ausgebildet, so sind die Neurochorde sehr groß, und umgekehrt; bei mürben zerbrechlichen Würmern sollen sie ihre größte Entwicklung erlangen. Damit wäre die große Ausbildung bei *Branchiura* allerdings erklärt. Bei starren Formen wie den Phreoryctiden sollen sie nach älteren Angaben LEYDIGS und TIMMS sogar gänzlich fehlen. Ähnliche Angaben macht CUNNINGHAM: "It is noticable . . . that the canals always reach their greatest development in worms, which are extremely long in proportion to their thickness." Dieser Ansicht von der mechanischen Funktion der Neurochorde möchte auch ich mich, der EISIGschen Anschauung folgend, anschließen, mit der Einschränkung, daß diese stützende Tätigkeit des Neurochords aber etwas sekundäres, erst durch Funktionswechsel erworbenes ist.

[1] EMERY betrachtet die Neuralkanäle bei *Nephtys*, *Lumbriconereis*, *Asterope* als eine Art Lymphgefäß, das mit der Ernährung des Nervensystems in Verbindung zu bringen sei.

Beachtenswert ist dann noch eine Angabe VEJDOVSKYS für *Rhynchelmis*. Trotz der Deutung der Neurochorde als gewöhnliche Nervenfasern weist er auf das Verhalten der Wandungen bei Zusammenziehungen des Wurmes hin: »Dabei gestalten sich der Reihe nach eingeschnürte Neurochorde als schraubenförmige Stränge, deren Windungen in den lateralen Neurochorden von links nach rechts, in den medianen dagegen in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Bei der Dilatation des Wurmkörpers verschwinden plötzlich die Einschnürungen . . .« Dieser Befund muß nach Aussagen des Herrn Prof. WACHSMUTH vom Physikalischen Verein in Frankfurt a. M., dem ich über die Beurteilung der Neurochorde als mechanische Stützapparate des Nervensystems manche Anregung verdanke, wohl auf einer Täuschung beruhen, da er mechanisch unausführbar sei. In der Tat jedoch stellen die mit einer Flüssigkeit erfüllten, die von der Degeneration der Nervenfasern herrührt, und blindgeschlossenen zu einem System verbundenen Neurochordröhren, wie sie sich bei *Branchiura* finden und die gerade infolge ihres Zusammenhanges einen rein nervösen Charakter für sehr schwer erklärbar machen, eine starre Stütze dar, infolge der Inkompressibilität des Inhalts. Es lassen sich nun auch die einzelnen seitlichen Auftreibungen erklären. Infolge von Krümmungen wird der Querschnitt der auf der convexen Seite liegenden Röhre verengert, die Flüssigkeit weicht aus und verursacht auf der concaven Seite die Auftreibung.

Eine weitere Beachtung bedarf dann wohl noch die verschiedene Lage der Neurochorde, ob sie endo- oder epineural liegen. HALLER hat für *Lumbricus*-Formen einen Zusammenhang dieser verschiedenen Lage mit der Bauchmarksgestalt festgestellt: drehrundes Bauchmark — endoneurale Neurochorde; abgeplattetes Bauchmark — epineurale Neurochorde.

Es sei einer späteren Untersuchung überlassen, einmal festzustellen, ob diese Korrelation auch für die Fülle der andern Anneliden sich feststellen läßt. Weiter wäre noch zu prüfen, ob überhaupt das, was bis jetzt bei terricolen und limicolen Oligochäten und erranten wie sedentären Polychäten als Neurochord bezeichnet wird, auch wirklich homologe Bildungen sind. Dann wäre weiter zu untersuchen, ob eine Homologie herrscht zwischen den Neurochorden der Anneliden und Bildungen, wie sie SPENGEL für *Echiurus* als »Längskanal«, VEJDOVSKY für *Sternaspis* als »Neurochord«, BÜRGER für Nemertinen als »nervöse Neurochorde«, HEMPELMANN für Gordiiden als »Excretionsorgane für das jugendliche Nervensystem« und LEYDIG für Arthro-

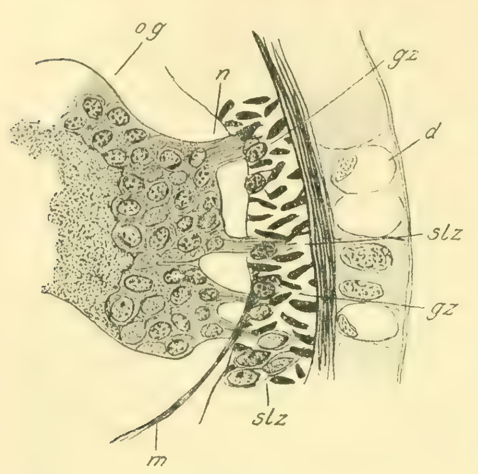
poden als »markhaltige Nervenfasern« beschreiben. Endlich aber ob man sie als Homologa der Wirbeltiernervenfasern ansehen kann. Die Hoffnung, die NANSEN schon 1886 aussprach "that these organs might at last enjoy that reste which they so well served" ist also noch heute immer nicht erfüllt.

3. Peripheres Nervensystem, Nervenendapparate und Seitenlinien.

Bei *Branchiura* vermochte ich vier ziemlich starke Nerven, die aus dem Oberschlundganglion austreten, zu erkennen. Sie entspringen zu je zweien aus der Spitze der Kopflappenausläufer, und laufen in den Kopflappen hinein (Textfig. 2 *n*). Hier verzweigen sie sich sehr stark. Wahrscheinlich treten ihre feinsten Ausläufer mit den Neurocilien des Prostoniums in Verbindung. Den Zusammenhang genau und sicher festzustellen gelang auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht. Die Neurocilien sind feinste Sinnesborsten, die sowohl auf dem Prostonium als auch auf der Unterlippe auf kleinen Sinneshügeln stehen (Textfig. 2 *sh*). Die Sinneshügel sind in großer Anzahl und ohne bestimmbare Anordnung auf der Oberfläche verteilt. Die Hypodermis zeigt an diesen Stellen größere Zellen, die meilerartig zusammenstehen. Sie umschließen winzig kleine, beim lebenden Tier stark lichtbrechende rundliche Zellen, die Träger der Sinnesborsten. Diese kleinen Zellen zu beobachten, gelang nur bei besonderer Behandlung und den stärksten Vergrößerungen. Ich trennte den Kopfabschnitt vorsichtig vom lebenden chloroformierten Tiere ab und stach ihn in der Nähe der Spitze des Prostoniums mit einer feinen Nadel mehrfach an. Nun setzte ich das Präparat zwischen Deckglas und Objektträger einem allmählich sich steigernden Drucke aus, indem ich das Wasser, in dem es lag, verringerte. Dann traten durch den Druck die Hypodermiszellen an den Stichöffnungen nach außen. Es blieb schließlich übrig: die feine Cuticula mit den Sinnesborsten und den darunter liegenden kleinen, lichtbrechenden Zellen. Es scheint, als wenn zu jeder solchen Zelle mehrere Sinneshärchen gehören. Diese waren auf jedem Sinneshügel etwa in der Anzahl 15—20 vorhanden, während jedoch immer nur wenige kugelige Centralzellen in einem solchen Sinneshügel zu erkennen waren.

Kurz vor dem Austritte der Schlundcommissuren aus dem Oberschlundganglion nähert sich dieses sehr der Leibeswand und entsendet drei bis vier kurze Nervenstränge (Textfig. 36). Diese treten in Verbindung mit dem noch weiter unten zu behandelnden Organ der Seitenlinie.

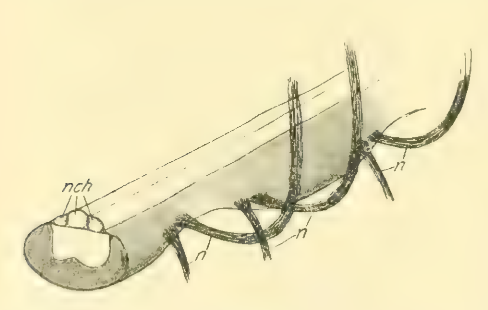
Aus der Schlundcommissur entspringen je drei Nerven, die nach der Leibeswand ziehen. Die Tatsache, die VEJDOVSKY für Tubificiden im allgemeinen feststellte, daß nämlich das letzte Nervenpaar schon aus der Ganglienanschwellung der schon zum Bauchmark vereinigten Hälften hervorgeht, trifft für *Branchiura* nicht zu. Alle drei entspringen noch direkt aus der Fasermasse des Schlundringes. Der erste von diesen Nerven kommt unmittelbar nach dem Austritt des Connectivs aus dem Oberschlundganglion hervor.



Textfig. 36.

Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch das Oberschlundganglion und die nach der Seitenlinie abgehenden Nerven. Vergr. 550. *d*, Drüsenzellen; *gz*, Ganglienzellen; *m*, Muskelzug; *n*, Nerv; *og*, Oberschlundganglion; *slz*, Seitenlinienzellen.

Das Unterschlundganglion gibt fünf bis sechs Nervenpaare zur Peripherie ab. Einen unpaaren Nerven- oder Ganglienfortsatz, wie ihn NASSE auf Taf. I, Fig. 5, zeichnet, und der nach der Unterlippe geht, konnte ich für meinen Tubificiden nicht feststellen. Drei der beobachteten Nervenpaare wenden sich nach oben, die beiden bzw. drei andern nach unten.



Textfig. 37.

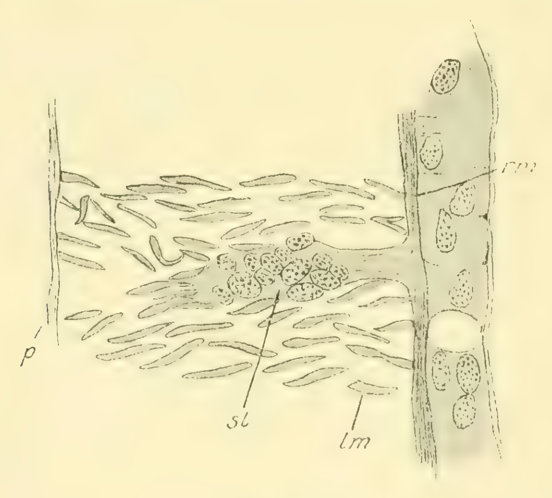
Branchiura Sowerbyi. Schematische Ansicht eines Bauchmarkstückes. *n*, Nerven; *nch*, Neurochordröhren.

Ebenso ist auch das Verhalten der Nerven der Bauchmarksganglien. Es entspringen einem jeden vier Nervenpaare (Textfig. 37). Hiervon sind zwei Paar aufsteigende (Taf. IX, Fig. 5 *n*) und zwei Paar absteigende Nerven. Die ersteren entspringen kurz nachdem die Connective in das Ganglion eingetreten sind, die letzteren treten fast unmittelbar davor aus. Der Austritt der Nerven erfolgt in der ventralen seitlichen Partie des Bauchmarkganglions. Die absteigenden Nerven wenden sich sofort in die Muskulatur der Leibeswand und lassen sich dort bis zur Ringmuskel-

schicht verfolgen (Taf. IX, Fig. 7 *n*). Die aufsteigenden Nerven legen sich an die Wand der Leibeshöhle an und sind deutlich bis zu der Höhe der dorsalen Borstenbündel zu verfolgen; sie stellen Nervenspangen dar. Die hintere der beiden Spangen im Segment ist die, die die Innervation der Borstensäcke vornimmt. Die vordere Spange nimmt jenseits der Seitenlinie sehr rasch an Stärke ab und ist in ihrem Verlauf oft nicht viel weiter zu verfolgen gewesen.

Seitenlinie. SEMPER entdeckte 1875 dieses Organ als eine Anhäufung zahlreicher Kerne in reihenweiser Anordnung zwischen der Längsmuskulatur von *Nais*, und er gab ihm infolge seiner charakteristischen Lage den Namen »Seitenlinie«. Er konnte an einem einfachen Essigsäurepräparat von *Nais elinguis* und *Slavina appendiculata* die Ansatzstelle der Seitenlinie an dem Orte, wo das Oberschlundganglion die Schlundcommissur abgibt, feststellen. Bei *Slavina* beobachtete er auch seitlich abgehende Äste. SEMPER hält den rein nervösen Charakter der Seitenlinie für wahrscheinlich und homologisiert sie mit der Seitenlinie der Fische. TIMM stellte das Vorkommen dieses Organs dann noch bei *Phreoryctes Menkeanus* fest. VEJDOVSKY erklärt die Seitenlinie, der er den Namen »lateraler Ganglienzellenstrang« gab, für einen allgemeinen Charakter der Oligochäten. Auch er beobachtete bei einzelnen Arten Abzweigungen des Seitenstranges. So z. B. den Ganglienzellenring in der Mitte der Segmente von *Slavina*, der die dort auftretenden Sinneshügel versorgt und bei derselben Form noch Abzweigungen am Kopfe. Weiter sollen bei *Anachaeta bohemica* einzelne Organe nur von Nerven der lateralen Ganglienzellenstränge versorgt werden, u. a. die Pharyngealmuskulatur, die Borstenbündel und die Mündungen der Excretionsorgane. Die Zellenstränge der Seitenlinie entstehen nach VEJDOVSKY aus dem Epiblast und sollen auch stets mit demselben in Verbindung bleiben. Die Ganglienzellen sind größtenteils unipolar und sind im lebenden Zustande glänzende, mit homogenem Inhalt erfüllte, einen rundlichen Kern enthaltende Zellen. Wahrscheinlich treten einzelne Abzweigungen noch in Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem, soweit ein solches vorhanden ist. HESSE fand nun, daß die Seitenlinie nichts ist, als die in der seitlichen Mittellinie zusammengedrängten Sarcoplasmateile der Ringmuskeln. POINTNER, der als letzter der Seitenlinie der Oligochäten Erwähnung tut, modifizierte die Angaben HESSEs in einigen Punkten. Nach ihm liegen die sarcoplasmatischen Teile der Ringmuskulatur nicht nur in der Seitenlinie, sondern besonders am Hinterende auch außerhalb derselben. Die Seitenlinie, die am Kopflappen

und dem ersten Segment fehlt, enthält auch noch Ganglienzellen. Vor allem sind solche zu beobachten an den Kreuzungspunkten mit den peripheren Nerven des Bauchmarkes. Sie sind uni- bis multipolar. Sie zeigen sich von einer Membran umschlossen und enthalten fein granuliertes Plasma, in dem die Granula in Längsreihen angeordnet sind. Die Kerne liegen stets im birnförmig erweiterten Teil der Zellen. Von diesen Ganglienzellen sollen Fasern zu den Epithelzellen gehen und dort mit besonderen spindelförmigen Zellen in Verbindung treten. Außer diesen Ganglienzellen und den kernhaltigen Teilen der Ring-



Textfig. 38.

Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch die Seitenlinie des Mittelkörpers. Vergr. 550. *lm*, Längsmuskelzüge; *p*, peritoneale Auskleidung der Leibeshöhle; *rm*, Ringmuskulatur; *sl*, Seitenlinie.

muskulatur befinden sich nach POINTNER in der Seitenlinie noch die sarcoplasmatischen Teile der Transversalmuskulatur.

Bei *Branchiura* stellt sich die Seitenlinie auf Längsschnitten und im Totalpräparat dar, als eine zwischen der Längsmuskulatur in der seitlichen Mittellinie liegende mehrreihige Anhäufung von Kernen (Textfig. 38; Taf. IX, Fig. 2, 7 *sl*). Diese unterscheiden sich von denen der Längsmuskulatur durch ihre Form und Größe. Die letzteren sind länglich, schmal (etwa 10 μ lang, 3—5 μ breit) und zeigen unregelmäßig gelagerte Chromatinmassen; die ersteren sind groß, rundlich oder polygonal und lassen sowohl einen Nucleolus als auch ein körniges Chromatinnetzwerk erkennen. Zu den Kernen zugehörige Zellgrenzen habe ich in den kiemenlosen Segmenten nicht beobachten

können. Innerhalb der kiementragenden Segmente erscheinen sie jedoch öfters als Umgrenzungen von flaschen-, birn. oder gar retortenförmigen Zellen, die ihren Hals in Verbindung setzen mit der Ringmuskulatur. Die Seitenlinie läßt sich als einfache Linie verfolgen von der Mitte des ersten Rumpfsegmentes etwa bis in das Analsegment. Im Vorderteil des Rumpfsegmentes und auch im Kopfsegment zersplittert sich die vorher einfache Kernreihe. Die Beobachtung am Kopfsegment wird überdies noch erschwert durch die hier zahlreich auftretenden Sinneshügel.

Wie schon aus den angeführten Literaturangaben oben hervorgeht, ist die Seitenlinie kein einfaches Organ, sondern setzt sich aus verschiedenen Elementen zusammen.

Elemente der Seitenlinie.

1) Nervöse Elemente.
   a. Abzweigungen vom Oberschlundganglion.
   b. Abzweigungen der Spangen- oder Segmentalnerven.
2) Muskulöse Elemente.
   a. Sarcoplasma der Ringmuskulatur.
   b. Sarcoplasma der Transversalmuskulatur.
   c. Ansatzstelle von Dissepimentmuskeln.
   d. Ansatzstelle der Horizontalmuskelzüge der Kiemensegmente.

Hier in dem Kapitel über das Nervensystem interessiert uns vor allem der nervöse Bestandteil der Seitenlinie. Gerade wie Semper versuchte ich mit Hilfe von Essigsäure das Verhalten der Seitenlinie zum Oberschlundganglion festzustellen. Man sah dort deutlich, wie sich der in Frage stehende Zellkernstrang an das Oberschlundganglion anlegt kurz vor der Stelle, wo die Schlundcommissuren austreten. Nebenbei sei bemerkt, daß dieses Anlegen der Seitenlinie an das Oberschlundganglion sich besonders schön beobachten läßt bei einem nahen Verwandten von *Branchiura*, dem einheimischen *Tubifex tubifex*. Untersucht man diese Stelle auf Querschnitten, so lassen sich bei *Branchiura* drei bis vier kurze Nervenfaserzüge feststellen, die aus der Fasermasse des Oberschlundganglions kommend, sich in die Längsmuskulatur begeben (Textfig. 36). Hier liegen auch kleinere Anhäufungen von typischen Ganglienzellen in der Nähe der Seitenlinie (Textfig. 36 *gz*). Ganz analoge Abzweigungen gehen von den Spangennerven der einzelnen Segmente aus in die Seitenlinie. Ob nun über-

dies noch ein Längsnerv durch das Seitenlinienorgan durchzieht, versuchte ich mit Hilfe der Methylenblaufärbung zu entscheiden, doch ließ mich diese, wie oben schon erwähnt, stets im Stich.

Nicht so einfach wie im Vorder- und Mittelteil von *Branchiura* stellt sich die Seitenlinie im kiementragenden Teil dar. Dort war die Kernanhäufung nur innerhalb der Längsmuskulatur zu beobachten, hier aber tritt sie auch aus derselben heraus in die Leibeshöhle (Taf. IX, Fig. 2). Intermittierend, immer kurz vor dem Dissepiment zeigt sich auf Querschnitten eine kalottenartige Vorwölbung der Seitenlinienzellen, die hier in größerer Anzahl vorhanden sind, in die Leibeshöhle. Nach innen zu wird diese Zellanhäufung überdeckt vom Peritoneum. Auch können sich die Zellen des öfteren bis in die Nähe der ventralen und dorsalen Borstenbündel erstrecken. STEPHENSON stellte diese Zellhaufen ebenfalls fest, läßt aber die Seitenlinie innerhalb der einzelnen Segmente unterbrochen sein. Das ist bei den von mir untersuchten Individuen niemals der Fall gewesen. Die Seitenlinie mit ihren Kernreihen läuft auch in den kiementragenden Segmenten in ihrer gewöhnlichen Stärke ununterbrochen weiter und nur kurz vor den Dissepimenten wird die Kernzahl stark vergrößert und findet so keinen genügenden Platz innerhalb der Längsmuskulatur. Dieses Verhalten läßt sich verstehen, wenn man bedenkt, daß die Kerne der Seitenlinie der Hauptsache nach die Kerne der Ringmuskelzellen sind. Innerhalb der kiementragenden Segmente bedarf jedoch die Ringmuskulatur einer bedeutenden Vermehrung, da sie dort die Muskulatur der Kiemen (s. u.) abgibt. Weiter ist zu berücksichtigen, daß in diesen Segmenten noch außer der Transversalmuskulatur (Taf. XI, Fig. 7) horizontale Muskelstränge sich in der Seitenlinie ansetzen. Auch diese lassen in ihrem Verlaufe keine Kerne beobachten und legen die Vermutung nahe, daß ihre zugehörigen Kerne in der Seitenlinie liegen. Genauer auf die Verhältnisse der Muskulatur der Seitenlinie einzugehen, habe ich unterlassen, da diese Verhältnisse ebenso wie die Muskulatur des Leibesschlauches in den neuen Arbeiten STEPHENSONS eingehend festgestellt worden sind.

Zum Schlusse dieser Mitteilungen über das Nervensystem ist noch anzugeben, daß ein sympathisches Nervensystem mit einem ausgesprochenen ösophagealen Ganglion bei *Branchiura* nicht vorhanden ist. Ich beobachtete auch niemals Nerven, die zur Darmwand zogen.

Kiemen.

BEDDARD hat in seiner Arbeit auch dieses wichtigsten Charakteristikums für *Branchiura Sowerbyi* gedacht in Wort und Bild, und ebenso tat es auch STEPHENSON in seiner jüngsten Arbeit. Beide jedoch befassen sich der Hauptsache nach nur mit den fertig entwickelten Kiemen. Wie schon oben in dem Abschnitt Formverhältnisse angegeben, stellen sich die Kiemen in den vordersten Segmenten ihres Auftretens als einfache Erhebungen oder kleine Warzen dar, die auf den folgenden Segmenten zu Zapfen werden, bis sie ihre völlige Größe erlangen. Dieser Umstand erlaubt von vorn nach hinten schreitend eine allmähliche Entwicklung der Kiemen festzustellen. Aus praktischen Gründen möchte ich jedoch der Schilderung der Kiemenentwicklung aber auch erst eine Beschreibung der vollendeten Kiemen voraufschicken.

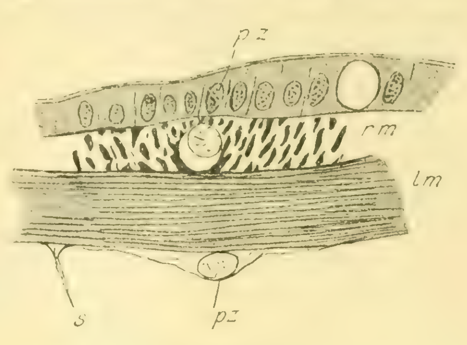
Zu äußerst wird die Kieme bedeckt von einem einfachen Epithel, das sich als Fortsetzung des Körperepithels erweist (Taf. IX, Fig. 9) und auch ganz ebenso wie dort von einer feinen Cuticula überzogen ist. Drüsen, wie sie sich im Körperepithel zahlreich finden, fehlen auf den Kiemen vollständig. Die Epithelzellen zeigen große länglich bis runde, im unteren Teil der Zelle gelegene Kerne mit körnig verteiltem Chromatin und einer Größe von ewta 2,5—3 μ. Die einzelnen Zellgrenzen sind nicht immer deutlich zu erkennen. Im fixierten Zustand zeigt das Epithel infolge von starker Kontraktion zahlreiche Falten, doch läßt sich eine mittlere Epithelzellenhöhe von etwa 5 μ feststellen. Unter dieser Epithelschicht folgt eine Lage von Längsmuskeln.

Die einzelnen Längsmuskelfasern stellen innerhalb der Kieme Schleifen dar, derart, daß die Faser auf der einen Seite aufsteigt, nach oben zieht, dann umbiegt, um auf der gegenüberliegenden Kiemenseite wieder abzusteigen. Die Höhe dieser einzelnen Muskelschleifen ist verschieden, so daß also nicht alle von ihnen bis zur Spitze der Kieme hinaufreichen. Die Zahl der auf Querschnitten durch die Kieme getroffenen Muskelfasern nimmt daher mit der Höhe der Schnittlage ab. Zu dieser Abnahme der Muskelfasern in aufsteigender Richtung innerhalb der Kieme kommt noch, daß die einzelnen Fasern in ihren basalen Teilen etwas dicker sind wie in den oberen Teilen. Diese beiden Faktoren, die Abnahme der Muskelfaserzahl und die Abnahme der Muskelfaserdicke, bewirken wohl die Zartheit und damit auch den leichten Zerfall der Kiemenspitze, von dem ich oben im biologischen

Teile schon gesprochen habe. Am unteren Ende treten die Muskeln direkt in Verbindung mit der Körperringmuskulatur. Auf ihrer inneren Seite werden sie bedeckt von Zellen, die STEPHENSON als »epithelial layer«, BEDDARD als »peritoneum« bezeichnet. Daß sie wirklich peritonealer Natur sind, wird die Entwicklung lehren. Innerhalb des Hohlraums der Kiemen liegen dann die auch jüngst von STEPHENSON diskutierten Zellen mit ihren sich durch die Lichtung spannenden und an den Wandungen sich ansetzenden spangenförmigen Ausläufern. In ihrer wahren Gestalt sind sie nur am lebenden Objekt deutlich zu erkennen. BEDDARD sieht sie für Muskeln an; STEPHENSON teilt diese Anschauung nicht, ohne eine andre Erklärung für ihre Funktion zu geben. Die Blutgefäßschleife liegt rechts und links der peritonealen Auskleidung der Kiemenhöhlung dicht an, und brauche ich wohl über ihren Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem des Körpers nur auf BEDDARDS genaue Beschreibung und deutliche Abbildung und auf STEPHENSONS weitere Ergänzungen hinzuweisen.

Fassen wir nun noch den Abschluß des Kiemenraumes gegen die peritoneale Cavität ins Auge. BEDDARD stellt ein Diaphragma fest, das den ganzen Hohlraum der Kieme fest abschließt gegen die Körperhöhle. STEPHENSON erkennt ein solches Diaphragma nicht an und läßt den Raum innerhalb der Kiemen an der Basis abgeschlossen werden einfach durch die Längsmuskulatur der Körperwand. Ein völliger Abschluß des Kiemeninnern von der Leibeshöhle ist aber nun tatsächlich garnicht vorhanden, das läßt sich am lebenden Tier leicht beobachten. Innerhalb der Leibesflüssigkeit sind zahlreiche unregelmäßig geformte, oft auch regelmäßig spindelförmige Körperchen suspendiert. BEDDARD erwähnt diese letzteren auch, sah sie aber nur in dem Kiemenhohlraum und nie in der Leibeshöhle. Diese Körperchen nun kann man bei den Bewegungen des Tieres oft ihren Weg in die Kieme und auch wieder aus dieser heraus nehmen sehen, was eine ungehinderte Verbindung zwischen beiden verlangt. Jedoch nicht die ganze Ansatzfläche der Kieme stellt eine offene Verbindung mit der Leibeshöhle dar, sondern die Kommunikation wird eingeschränkt durch die Leibeshöhlenmuskulatur. Die Ring- und Längsmuskeln sind an der Basis der Kieme so angeordnet, daß rechts und links unterhalb der Kieme eine Verbindungsöffnung mit der Leibeshöhle bleibt. Durch diese Öffnungen treten die Schenkel der Blutgefäßschleifen, doch nehmen sie den freien Raum nicht völlig ein. In welcher Weise Längs- und Ringmuskeln sich an dem Aufbau des BEDDARDschen Diaphragmas beteiligen, werde ich unten auseinander zu setzen suchen.

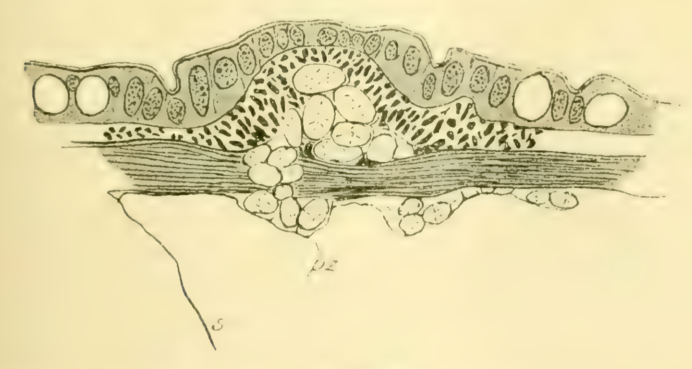
Die Bewegung der ausgewachsenen Kieme wird ermöglicht durch die in ihr auftretende Längsmuskulatur, die sich, infolge ihrer Herkunft aus der Ringmuskulatur des Leibesschlauches, als Muskelfaserschleifen darstellt. Eine allseitige Kontraktion der Fasern führt eine Verkürzung der Kieme herbei. Das Ausstülpen der Kieme mag dann durch die Blutgefäßschleife erfolgen, unterstützt durch die Entspannung der Muskulatur. Eine Bewegung nach rechts oder links, vorn oder hinten, erfolgt durch teilweise Kontraktion einzelner Muskelfasern.



Textfig. 39.

Branchiura Sowerbyi. Medianschnitt durch das erste Stadium einer Kiemenanlage. Vergr. 697. *lm*, Längsmuskulatur; *pz*, peritoneale Zelle; *rm*, Ringmuskulatur; *s*, Septum.

Michaelsen gibt an, die Kiemen von *Branchiura* seien nichts als eine epitheliale Ausstülpung, der eine Blutgefäßschleife gefolgt sei. Stephenson erklärt den Kiemenraum für einen Spaltraum, der zwischen den beiden Körpermuskellagen entstanden sei. Diese Angabe vermag ich unter gewissen Einschränkungen nur zu bestätigen.



Textfig. 40.

Branchiura Sowerbyi. Medianschnitt durch eine jugendliche Kiemenanlage. Vergr. 697. *pz*, peritoneale Zellen; *s*, Septum.

Das früheste Anzeichen einer sich bildenden Kieme ist ein kleiner Spaltraum zwischen der Längs- und Ringmuskulatur der Körperwand (Textfig. 39). In diesem Raume liegt eine Zelle mit großen blasigen Kernen von etwa 5 μ Durchmesser. Das Chromatin des

Kernes ist sehr feinkörnig und erscheint des öfteren mehr oder weniger in Reihen angeordnet. Ein zu dem Kern gehöriger Zelleib ist nur in ganz schwacher Ausbildung zu erkennen. Äußerlich ist auf diesem Stadium noch nichts von der werdenden Kieme zu erkennen. Auf einer weiteren Stufe ist die Zahl der zwischen den Muskeln liegenden Zellen gewachsen (Textfig. 40). Sie bedürfen nun eines größeren Raumes, treiben darum die Ringmuskulatur vor, und damit auch das Körperepithel. Schon auf diesem noch ganz jugendlichen Zustande läßt sich erkennen, daß nicht alle Fasern der Ringmuskulatur gehoben werden, sondern es verbleiben einige in ihrer alten Lage. Die Zellen, die den Anstoß zur Entwicklung der Kiemen geben, sind peritonealer Natur. Es läßt sich nämlich beobachten, wie solche Zellen des die Leibeshöhle auskleidenden Peritoneums durch die Längsmuskulatur treten, um zwischen diese und die Ringmuskulatur zu gelangen. Ob nun immer neue solche Peritonealzellen einwandern, oder ob die anfangs eingewanderten sich teilen, vermag ich nicht aus Beobachtungen anzugeben. Das erste erscheint mir jedoch das wahrscheinlichere, da ich einerseits nie Kernteilungsfiguren beobachten konnte, andererseits aber auch bei schon verhältnismäßig weit entwickelten Kiemen immer noch sich eine »Kernstraße« vom Innern des Kiemenraumes durch die Muskulatur nach dem Peritoneum hinzog. Die Zahl der eingewanderten Zellen wird auf jeden Fall größer und damit hebt sich die entstehende Kieme immer mehr über das Niveau der Körperfläche empor. In diesen Entwicklungsstadien läßt sich immer deutlicher erkennen, daß ein Teil der Ringmuskeln der Hebung nicht gefolgt ist. Ist einmal die Kieme soweit herausgebildet, daß sie sich als deutlicher Zapfen aus der Körperwand hervorhebt, so fangen die Peritonealzellen, die anfänglich in dichten Haufen zusammenlagen, an, sich voneinander zu trennen, und legen sie sich nun an die Längsmuskulatur der Kieme (Ringmuskulatur des Körpers) an (Textfig. 41). Es kann nun natürlich von einem mechanischen Vorwölben der Kieme durch die Zellen nicht mehr die Rede sein und es tritt nun wohl ein eigentliches Wachstum der Kieme ein. Währenddem wird die Innenwand des Hohlraumes allmählich gänzlich ausgekleidet von den aus der Somatopleura eingewanderten Zellen. Aus solchen Zellen bestehend scheinen mir auch die sich spangenförmig im Innern der fertigen Kieme ausspannenden Zellen zu sein, da sie bezüglich des Kernes gänzlich mit diesen übereinstimmen. Jedenfalls möchte ich mich STEPHENSON anschließen und sie nicht für Muskelzellen ansehen, wie BEDDARD es tat. Am lebenden Objekt, wo sich diese Zellen mit ihren Plasmaspangen deut-

lich erkennen lassen, sah ich niemals solche Kontraktion in ihnen auftreten, die in irgendeiner Weise die Bewegung der Kieme veranlassen könnten. Wann der Eintritt des Blutgefäßes in die Kieme stattfindet, entzog sich, der Feinheit der Blutgefäßwandung wegen, meiner Beobachtung. Ich möchte hier noch erwähnen, daß sich bei dem geringsten Reiz (z. B. durch Chloroform) das Blut aus den Kiemen gänzlich zurückzog. Auch an lebenden Objekten vermochte ich in den jüngeren Stadien noch nichts von Blutgefäßen zu erkennen.

Es gilt nun noch den Verlauf der Fasern der Leibesmuskulaturen unterhalb der Kieme festzustellen. Ein Teil der Ringmuskulatur ist



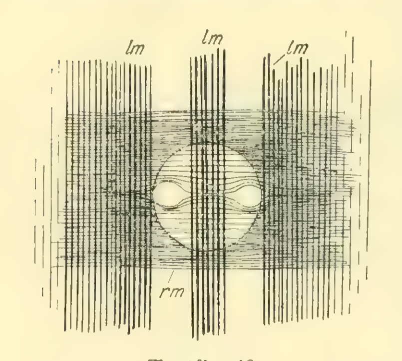
Textfig. 41.

Branchiura Sowerbyi. Medianschnitt durch eine junge Kieme. Vergr. 697. *d*, Drüsenzelle; *pz*, peritoneale Zellen; *rm*, Ringmuskulatur; *s*, Septum.

bei der Entwicklung der Kieme mit vorgewölbt worden und bildet die Kiemenlängsmuskulatur. Ein andrer Teil der Ringmuskelfasern jedoch ist in seiner alten Lage geblieben und bildet mit Längsmuskelfasern zusammen, das den Kiemenhohlraum teilweise abschließende Septum. Dieses ist an zwei Stellen durchbrochen, indem die Ringmuskelfasern dort auseinanderweichen, um sich aber im Centrum der Kiemenbasis wieder zusammenzulegen. Das läßt sich auf Querschnitten durch ein Kiemensegment leicht beobachten. Hat man die Kieme etwa in der Mitte getroffen, so zeigt sich in der sie gegen die Körperhöhle abschließenden Ringmuskulatur rechts und links an den Stellen, wo sich die Kieme der Körperoberfläche aufsetzt, je eine Unterbrechung der Ringmuskeln. Diese läßt sich auf einigen Schnitten vor und nach

dem Medianschnitt durch die Kieme noch feststellen, dann aber tritt der central unter der Kieme gelegene Teil der Ringmuskulatur wieder in Kommunikation mit der Körperringmuskulatur. Die Längsmuskulatur der Leibeswand tritt unterhalb der ausgebildeten Kieme ganz zurück und nur ein schmaler Muskelfaserzug zeigt sich in der dorsalen und ventralen Mittellinie herlaufend. So kommen durch das teilweise Zurücktreten der Längsmuskulatur und das stellenweise Auseinanderweichen der Ringmuskulatur die beiden Kommunikationswege zwischen Kiemenhohlraum und Leibeshöhle zustande (Textfig. 42).

Die Kieme stellt sich also dar als eine Vorwölbung des Körperepithels und eines Teiles der Ringmuskulatur. Hervorgerufen wird die Vorwölbung durch Zellen, die aus der Somatopleura durch die Längsmuskulatur zwischen diese und die Ringmuskulatur eintreten. Diese Zellen verbleiben in der fertigen Kieme als ein peritonealer Überzug ihres Hohlraumes und als diesen durchquerende Spangenzellen. An der Basis wird der Kiemenraum teilweise abgeschlossen durch die Ring- und Längsmuskulatur der Körperwand.



Textfig. 42.

Branchiura Sowerbyi. Schema des Muskelfaserverlaufes in der Körperwand unterhalb der Kieme. *lm*, Längsmuskelfasern; *rm*, Ringmuskelfasern.

Beddard will in seiner Arbeit die dorso-ventralen Kiemen homologisieren mit den unpaaren Extremitäten der Wirbeltiere. Von einer Homologie ist auf Grund der Entwicklung wohl hier nicht die Rede. Wir haben gesehen, daß sich bei *Branchiura* die Kiemen darstellen als Ausstülpungen der Ringmuskulatur und des Epithels, hervorgerufen durch eingetretene Peritonealzellen, sie stellen also keine »Neubildungen« dar. Bei den Wirbeltieren sind die unpaaren Gliedmaßen zwar ebenfalls Ausstülpungen des Epithels, in diese hinein aber dringen Muskelknospen, die sich von den Urwirbeln abspalten. Die Muskulatur ist also hier eine Neubildung. Unter dem Vorbehalt, daß man die Leibesschlauchmuskulatur der Würmer mit der Muskulatur der Vertebraten nicht ohne weiteres in Einklang bringen kann, darf man aber doch vielleicht von einer Analogie zwischen den in der Mediane dorsoventral stehenden Kiemen bei *Branchiura* und der unpaaren Extremität der Wirbeltiere reden.

Excretionsorgane.

Die Nephridien treten, wie auch schon BEDDARD und STEPHENSON angeben, zuerst im zwölften Segmente auf. Sie lassen sich bei den einzelnen Individuen in einer verschieden großen Anzahl von Segmenten beobachten. Gewöhnlich sind die 20—30 Segmente vor der kiementragenden Körperstrecke bei geschlechtsreifen Tieren schon frei von Nephridien gewesen. Die kiementragenden Segmente zeigen niemals Nephridien. Was den Bau anbetrifft, so kann ich die ganz kurze und nur auf die äußerliche Gestaltung bezug nehmende Angabe STEPHENSONS nur bestätigen. Die äußere Öffnung ist etwa 7 μ weit und liegt etwas 50 μ vor der Mitte der ventralen Borstenbündel. Von ihr aus führt ein gerader Kanal schräg durch die Leibeswand mit einer ungefähren Länge von 150—200 μ; er läßt keine innere Wimperung erkennen. An seinem oberen Ende zeigt er gewöhnlich eine mehr oder minder große hakenförmige Umbiegung, an die sich die sogenannte Endblase anschließt (Taf. X, Fig. 10 *nphe*). Sie ist langgestreckt birnförmig. Die Länge schwankt zwischen 80 und 120 μ, die mittlere Breite zwischen etwa 35 und 60 μ. Äußerlich wird diese Auftreibung umhüllt von einer sehr feinen Hülle, die der eigentlichen Wandung dicht aufliegt. Sie enthält langgestreckte mit DELAFIELDschem Hämatoxylin sich dunkel tingierende Kerne von 6,5 μ : 2,5 μ Größe. Die Wandung der Blase ist etwa 4,5 μ dick und läßt einen deutlichen inneren dichteren Randsaum erkennen. Zellwände lassen sich in ihr nicht auffinden, wohl aber Kerne. Diese sind etwa 4,5 μ lang und etwa 3 μ breit und führen zahlreiches Chromatin. Die Grundmasse der Wandung läßt eine gekörnelte mit Eosin sich rot färbende Substanz erkennen. Nach der Lichtung trägt die Wandung zahlreiche Wimpern. Diese Wimperung setzt sich auch auf den nun folgenden eigentlichen Schleifenkanal fort und ist am lebenden Tiere in ständiger Bewegung. Der sich an die Endblase ansetzende Kanal ist von beträchtlicher Länge in den einzelnen Segmenten, nimmt aber in den kürzeren Segmenten entsprechend an Ausdehnung ab. Infolge seiner zahlreichen Windungen und Aufknäuelungen (Taf. IX, Fig. 7 *nph*) ist es ausgeschlossen, seine wahre Länge zu messen, weder am lebenden Tiere noch an Schnitten. Ich versuchte deshalb ihn herauszupräparieren, doch wurde er bei Entfernung des Darmes stets mit abgerissen. Der Kanal legt sich nämlich dicht um das ventrale Blutgefäß und das dorthin verlagerte dorsale Blutgefäß herum und dringt des öfteren in den dichten Chloragogenzellenbelag des Darmes ein (Taf. IX, Fig. 7 *nph* [links]). Diese

Chloragogenzellen umwucherten dann in einigen beobachteten Fällen auch solche Teile des Schleifenkanals, die eigentlich sonst frei in der Leibeshöhle liegen, und es kann das den Anschein geben, als seien die Kanäle von einem selbständigen Drüsenbelag umkleidet. Der Querschnitt des Schlauches ist meist etwas abgeplattet und an seinen dicksten Stellen bis 15 μ : 22 μ stark. Das Lumen ist dort ebenfalls oval und etwa 9 μ : 3 μ weit. Die Wandung läßt auch hier abgesehen von dem inneren Randsaum keine Zellgrenzen erkennen. Trotz dieser Tatsache möchte ich aber doch den Schleifenkanal für einen intercellularen und nicht intracellularen erklären, da sich des öfteren auf einem Querschnitt mehrere Kerne in gleicher Höhe erkennen lassen. Diese stimmen an Größe und Aussehen mit denen der Endblase überein. Stellenweise beobachtete sich auch hier auf Längsschnitten durch den Schleifenkanal ganz dicht an dem äußeren Rande liegende, sehr schmale, langgestreckte Kerne (6,5 μ : 2,5 μ) von körnigem Chromatingehalt. Diese gehören der auch die Endblase bedeckenden feinen Umhüllung an, die wohl eine feine Muskellage darstellen kann. Das letzte Ende des nephridialen Kanals durchbricht das vorhergehende Septum zwischen Darm und Blutgefäß und trägt einen kurzen Flimmertrichter. Die Lage des ganzen Nephridiums innerhalb des Segmentes ist sehr inkonstant. Das eine Mal bleibt die Aufknäuelung des Schleifenkanals fast ganz ventral vom Darm, das andre Mal erstrecken sich die steilen Windungen desselben bis fast an die obere Körperwand seitlich am Darm vorbei. Dazu kommt noch, daß bei den Bewegungen des Wurmes ständige Verschiebungen und Lageveränderungen eintreten, so daß z. B. die Endblase bald horizontal, bald vertical zu liegen kommt.

Vergleiche ich diese Befunde mit denen BEDDARDS, so entspricht seinem "pear-shaped vesicle, dilated where it receives the excretory tubule and gradually narrowing towards the external orifice" dem von mir beschriebenen Ausführgang + Endblase. Der von BEDDARD gegebenen Abbildung nach setzen sich bei dem Londoner Exemplar diese beiden Teile nicht scharf voneinander ab.

Geschlechtsorgane.

Der Geschlechtsapparat ist das Organ von *Branchiura Sowerbyi*, was bis jetzt am eingehendsten eine Bearbeitung erfahren hat. Alle drei Autoren, BEDDARD, MICHAELSEN und STEPHENSON, widmeten ihm eingehendere Untersuchungen, aber alle drei weichen in ihren Angaben mehr oder weniger weit voneinander ab. Ich habe meine Untersuchung

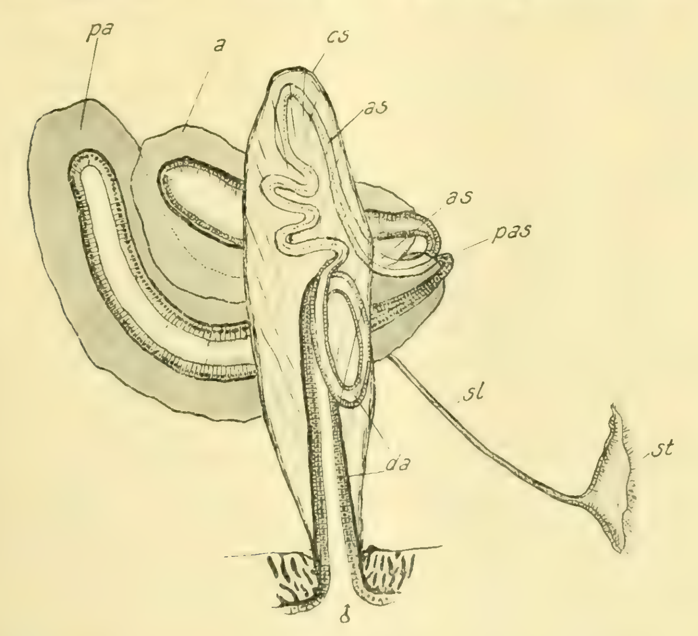
bis jetzt ausgedehnt über völlig geschlechtsreife Individuen (Taf. XI, Fig. 17) und einige in bezug auf die Entwicklung der Sexualorgane noch jugendliche Formen (Taf. XI, Fig. 16). In erster Linie jedoch bearbeitete ich den völlig ausgebildeten Apparat. Dieser besteht aus

den männlichen und weiblichen paarigen Ausführgängen,
den paarigen Receptacula seminis,
den paarigen Hoden mit dem unpaarigen Samensack und
den paarig angelegten Ovarien.

Ein Clitellium ist nicht vorhanden.

Männlicher Ausführgang.

In den äußerlichen Umrissen gleicht dieser ganz den von MICHAELSEN gemachten Angaben, und behalte ich auch die von ihm gewählten Bezeichnungen bei. Der atriale Teil wird völlig umhüllt von dem



Textfig. 43.

Branchiura Sowerbyi. Männlicher Ausführgang. Vergr. etwa 100. *a*, Atrium; *as*, Atrialschlauch; *cs*, Cölomsack; *da*, distales Atrium; *pa*, Paratrium; *pas*, Paratrialschlauch; *sl*, Samenleiter; *st*, Samentrichter; ♂, männliche Geschlechtsöffnung.

Cölomsacke (Textfig. 43 *cs*; Taf. X, Fig. 12, 15 *cs*). Dieser hat von dem Dissepiment aus gesehen, eine meist sichelförmige Gestalt und legt sich in seinem mittleren und oberen Teile ziemlich nahe an die Körperwand des elften Segmentes an (Taf. X, Fig. 15). Er besteht

aus einer etwa 7 μ dicken Längsmuskellage. Wie auch bei dem Hamburger Exemplare durchziehen ihn zahlreiche Muskelfaserbündel in schräger Richtung und auch Blutgefäße treten in seiner Wandung und seinem Innern auf. Seine Länge beträgt etwa 700 μ. Sein Lumen erweist sich am distalen Ende als 60 μ, in der Mitte als etwa 170 μ und am proximalen Ende als 100 μ groß. Von einer Dickenzunahme nach oben, wie sie die Hamburger Befunde erwiesen, ist meist nichts zu beobachten, gerade das Gegenteil. Das untere Ende des Cölomsackes setzt sich an die Längsmuskulatur an und umschließt dort fest den äußeren Teil des distalen Atriums. Dieses steigt von der an Stelle der ventralen Borstenbündel liegenden Öffnung bis zu einer Höhe von etwa 460 μ auf (Textfig. 43 *da*; Taf. X, Fig. 12, 15 *da*). Auf diesem Wege ändert es mehrfach die Weite seines Lumens, und zeigt in seiner den Hohlraum auskleidenden Wandung zahlreiche Längs- und Querfalten. Das distale Atrium verläuft nicht frei durch den Cölomsack, sondern legt sich in der oberen Partie des ansteigenden Teiles an die Außenwand des Cölomsackes an. Bald darauf biegt es um und bildet eine etwa 203 μ weite Schleife, die schräg nach vorn und innen gerichtet ist, und es berührt auch dabei einmal mit dem absteigenden Schenkel die Innenwand des Cölomsackes. Im Verlauf dieser ersten Schleife hat das Lumen etwas abgenommen. In einer Höhe von etwa 520 biegt der aufsteigende Ast der Atrialschleife nach hinten um und setzt sich in dem mittleren Atrialteil fort.

Das distale Atrium trägt äußerlich einen sehr lockeren Belag von unregelmäßig gestalteten Zellen und sehr variierender Höhenausdehnung. Die Zellen erscheinen hell und führen rundliche bis längliche Kerne (6 μ : 4 μ) mit nur wenig Chromatin. Doch zeigen sich nicht auf einem Schnitt in allen Zellen Kerne, wie nachher bei der inneren Zellschicht. Einzelne Stellen sind sogar ohne diesen Belag, der mir eine peritoneale Bekleidung zu sein scheint. Unter diesen Zellen folgt die etwa 4 μ dicke Muskelschicht. Diese besteht, wie sich bei Prüfung mit starken Vergrößerungen ergibt, aus einer äußeren Längsmuskelschicht und einer inneren Ringmuskelschicht. Auf diesen muskulösen Teil der Wandung folgt eine einfache Zellschicht von fast kubischen Zellen. Diese Zellen zeigen größtenteils eine Ausdehnung von 10 μ Seitenkante, doch liegen auch des öfteren kleinere Zellen von ganz gleichem Bau dazwischen, so daß dadurch Einbuchtungen und Falten entstehen. Sie besitzen einen sehr fein granulierten Zellinhalt. Die Kerne, die auf jedem Schnitt getroffen waren, sind groß und rund und zeigen einen Durchmesser von etwa 6—7 μ. Das körnige Chromatin

ist locker in ihnen verteilt und sie weisen einen dunklen runden, scharfkantigen Nucleolus auf. Auf ihrer inneren Oberfläche sind diese Zellen überzogen von einer dünnen, einfachen, stark lichtbrechenden homogenen Schicht von nicht ganz 1 μ dick (schätzungsweise).

Der mittlere Teil des Atriums beschreibt nun innerhalb des oberen Teiles des Cölomsackes mehrere (3) Windungen (Textfig. 43), indem er sich hierdurch bis fast zum proximalen Ende des Cölomsackes emporschraubt. Zu Beginn ist der Atrialschlauch etwa 45 μ dick und hat ein Lumen von etwa 15 μ, was aber allmählich an Weite abnimmt. Schon gleich nach der ersten Hälfte der ersten Schraubenwindung teilt sich das Rohr durch eine Querwand in einen oberen Atrialschlauch (22 μ) und einen unteren Paratrialschlauch (etwa 18 μ). Beide durchlaufen gemeinsam die drei Schraubenwindungen, erstrecken sich dann nach oben in die proximale Spitze des Cölomsackes, von wo sie nach unten und vorn wieder absteigen, um etwa in zwei Drittel der Höhe des Cölomsackes aus diesem auszutreten. Kurz vor dem Austritt trennen sich aber nun Atrialschlauch und Partarialschlauch und laufen beide gesondert untereinander her.

Außen wird der mittlere Atrialteil ebenfalls von den peritonealen Zellen bekleidet. Hierauf folgt in genau derselben Weise wie im distalen Atrium die doppelte Muskelschicht, doch scheint hier nun die Ringmuskulatur stärker zu werden. Auf diese folgen die inneren kubischen Zellen, die sich von denen des distalen Atriums nur dadurch unterscheiden, daß sie lange und zahlreiche Wimpern tragen. Im gemeinsamen Verlauf des Atrial- und Paratrialschlauches sind beide umhüllt von dem peritonealen Zellbelag. Die beiden Schläuche zeigen zusammen einen kreisförmigen Querschnitt und liegen mit stark abgeplatteten Flächen aneinander. Eine starke Ausbildung zeigt ihre Ringmuskelschicht. Das Lumen des Atrialschlauches ist sehr deutlich und beträgt etwa 6 μ, während von einem paratrialem Lumen anfänglich kaum zu reden ist. Die innere Zellschicht des Paratrialschlauches erweist sich als weniger hoch wie die des Atrialschlauches.

Kurz vor dem Austritt aus dem Cölomsack beträgt die Dicke des Atrialschlauches etwa 55 μ, das Lumen etwa 20 μ. Der dicht darunterliegende Paratrialschlauch mißt 25 μ, sein Hohlraum ist aber noch immer sehr gering. Die beiden Schläuche trennen sich nun bald nach ihrem Austritt und zwar läuft der Atrialschlauch nach oben in das Atrium, der Paratrialschlauch aber nach unten in das Paratrium. Dieses läuft ebenso wie das weiter unten zu beschreibende Atrium zwischen dem Cölomsack und dem Darm nach hinten, indem es sich

sehr dicht an den Cölomsack anlegt. Es verläuft in einem mehr oder weniger flachen nach oben offenen Bogen nach hinten oder zuerst eine Strecke weit horizontal etwa 350 μ über der Bauchfläche des Wurmes (Textfig. 43 *pa*). Vor dem Septum XI/XII steigt es dann ein wenig abwärts, um in dem letzten Drittel seiner linearen Gesamtausdehnung, die etwa 550 μ beträgt, in scharfem Bogen aufwärts zu steigen (Taf. X, Fig. 11 *pa*). Es kann sich dabei noch etwas über die vordere Hälfte des zwölften Segmentes hinaus erstrecken und endigt vollkommen blind in einer stumpf abgerundeten Spitze. Ein deutliches Lumen war erst im Paratrium nach etwa 75 μ zu erkennen, blieb aber dann im ganzen Verlauf deutlich vorhanden (Taf. X, Fig. 12, 15 *pa*). Es zeigte sich zuerst als ein schwach S-förmig gebogener Spalt, dessen dorso-ventrale Ausdehnung etwa 37 μ und seine horizontale Weite etwa 7 μ betrug. Doch nahm das Lumen nun sehr rasch zu, etwa in der Hälfte ergeben sich die Maße als 80 μ : 20 μ, bei dem Durchtritt durch das Septum sind sie etwa 100 μ : 20 μ und nehmen dann langsam wieder ab.

Es lassen sich an dem Paratrium drei histologisch verschiedene Bestandteile erkennen (Taf. X, Fig. 15 *pa*). Zu innerst eine das Lumen auskleidende Zellschicht, dann eine Muskelschicht und zu äußerst ein dichter Zellbelag. Mit Berücksichtigung dieses letzteren hat das Paratrium eine mittlere Höhe von etwa 200 μ und eine solche Breite von etwa 140 μ. Es stellt also analog seinem Lumen einen seitlich zusammengedrückten Blindsack dar. Die inneren Zellen sind von prismatischer Gestalt und haben nicht überall die gleiche Höhe, als mittlere Maße habe ich für die Höhe etwa 30 μ und die Breite etwa 7 μ festgestellt. Der Inhalt erweist sich bei Fixierung mit Pikrin-Schwefelsäure und Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin als aus dicht zusammengelagerten feinen Körnern bestehend von rötlicher Farbe. Die Kerne liegen alle an der Basis der Zellen, sie sind rund und im Durchmesser etwa 6 μ groß. In ihnen locker zerstreut liegen die Chromatinkörner. Nach der Lichtung zu sitzen auf den Zellen zahlreiche lange Wimpern mit stellenweise ganz deutlichen Wimperfüßchen. Je weiter man sich dem blinden Ende nähert, um so weniger deutlich lassen sich die Wimpern erkennen, dafür aber zeigt sich das Lumen namentlich in der Nähe der Zellwand erfüllt von einem sich mit Eosin blaßrosa färbenden Secret. Dieses scheint aus den auskleidenden Zellen zu stammen. Man kann erkennen, wie es anfangs noch in Gestalt von keulenförmigen Tropfen damit in Zusammenhang steht. Das Secret muß von sehr zäher Beschaffenheit sein; es verklebt die noch stellenweise vorhandenen Wimpern; weiter tritt es mit

dem Secret der gegenüberliegenden Zellen oft zusammen, und es entstehen so das Lumen durchziehende Secretfäden. Die Bedeutung des Secrets ist mir unklar geblieben; vielleicht entspricht es dem der Zementdrüse der übrigen Tubificiden und dient dann also zur Bildung von Spermatophoren. Auf diese inneren das Paratrium auskleidenden Zellen folgt eine sehr dünne Muskelschicht, in der ich auch bei den stärksten mir zur Verfügung stehenden Immersionen nur Ringmuskelfasern zu erkennen vermochte. Diese beiden bis jetzt erwähnten Schichten, die die eigentliche Wand des Paratriums ausmachen, werden umhüllt von einem dichten Belag von Zellen, die ich mit Michaelsen als Drüsenzellen bezeichne. Der Belag ist von ganz verschiedener Dicke. Die einzelnen Zellen haben eine birnförmige oder tropfenförmige Gestalt. Der Plasmakörper der Zelle ist nämlich zu einem langen Stiele ausgezogen, mit dem die Zelle auf der Paratrialwand festsitzt (Textfig. 44). Der Zellinhalt ist flockig und wird mit Delafieldschem Hämatoxylin bläulich gefärbt. In dem oberen verdickten Teil der Stielzelle liegt der Zellkern. Er ist rund und mißt im Durchmesser etwa 7—8 μ. Seine groben nicht zu dicht stehenden Chromatinkörner sind hauptsächlich randständig geordnet.



Textfig. 44.

Branchiura Sowerbyi. Drei isolierte Stielzellen aus dem äußeren Zellmantel des Paratriums. Vergr. 1100.

Einen ganz ähnlichen Bau wie hier beim Paratrium finden wir beim Atrium (Textfig. 43 *a*). Die Einmündung des Atrialschlauches in dieses erfolgt etwa 30 μ weiter nach hinten, als die des Paratrialschlauches in das Paratrium. Das Atrium legt sich dorsal auf das Paratrium dicht auf (Taf. X, Fig. 12, 15 *a*) und verläuft in einer mittleren Höhe von etwa 550 μ durch das elfte Segment nach hinten, durchbricht das Septum, erstreckt sich aber nur ganz wenig (30—40 μ) im das zwölfte Segment hinein. In seinem Verlauf neigt es sich mehr und mehr von dem Cölomsack ab in die Leibeshöhle hinein, so daß die Achse des Paratriums nicht mehr senkrecht darunterliegt. Seine lineare Gesamtausdehnung beträgt etwa 375 μ. Das Lumen ist kreisförmig und wächst sehr rasch zu einem Durchmesser von 100 μ an. Diese Weite behält es bei bis etwa in das letzte Viertel, wo es sich auf 80 μ verengert, um dann breit, abgerundet zu enden. Der Querschnitt des Atriums ist fast kreisförmig und zwar beträgt die mittlere Höhe etwa 250 μ, die Breite etwa 215 μ.

Auch hier im Atrium lassen sich drei Schichten erkennen analog wie beim Paratrium, eine innere Zellschicht, eine Muskelschicht und ein äußerer Drüsenbelag (Taf. X, Fig. 15 *a*). Die innere Zellschicht ist ganz ähnlich zusammengesetzt wie im Paratrium, nur sind die Cylinderzellen hier bedeutend weniger hoch, etwa 13 μ und etwa 7 μ breit. Der Zellinhalt jedoch verhält sich ganz gleich und stimmen auch die Kerne bezüglich ihrer Größe (6 μ) und ihrer Lage und ihres Chromatingehaltes vollständig mit denen des Paratriums überein. An ihrer Innenseite sind sie mit langen Wimpern besetzt. Auf diese Zellen folgt eine 3—4 μ dicke Muskelschicht mit deutlichen Ringfasern. Die außen das Atrium bedeckende Drüsenzellenummantelung weicht von der des Paratriums etwas ab. Vor allem erweist sie sich in den mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbten Schnitten als viel heller. Es beruht das darauf, daß der Zellinhalt hier viel weniger dichtflockig ist, ja er macht stellenweise sogar den Eindruck eines wabigen Gefüges. Die einzelnen Zellen sind sonst ganz analog gebaute Stielzellen in etwa derselben Größe. Besonders bemerkenswert erscheint mir noch, daß sich durch diesen Belag eine Anzahl ven Blutgefäßen hindurchzieht, die auf Querschnitten mehr oder weniger quer getroffen werden. Von solchen habe ich bei dem paratrialen Drüsenzellenbesatz nie etwas gesehen. Michaelsen zeichnet auch hier Blutgefäße. Die Dicke des atrialen Belages wechselt auch sehr und ist im Mittel etwa 50 μ groß, kann aber stellenweise bis über 100 μ steigen.

Ganz am proximalen Ende des Atriums entspringt der Samenleiter als flachgedrückter Schlauch von 31 μ Breite und 17 μ Höhe und einem Lumen von 15 μ : 6 μ (Textfig. 43 *sl*). Im Verlauf der letzten zwei Fünftel des Atriums liegt er innerhalb der atrialen Wandung und zwar zwischen der inneren Zellschicht und der Muskellage. Dann aber durchbricht er die Muskelschicht und den Stielzellenmantel und steigt abwärts und vorwärts, immer an der inneren Seite des Paratriums herlaufend (Taf. X, Fig. 15 *sl*). Dabei ist sein Querschnitt seitlich zusammengedrückt und erst, wenn er frei durch die Körperhöhle zieht, wird er mehr kreisförmig. Auf seinem Wege macht er wenig Schlängelungen. Er durchbricht mit einem Durchmesser von etwa 54 μ und einem Lumen von etwa 13 μ : 9 μ das Septum X/XI dicht über der Längsmuskelschicht und erweitert sich dann rasch zu einem großen vielfach gefälteten bewimperten Samentrichter. Seiner ganzen Länge nach ist der Samenleiter an einem dorso-ventral ausgespannten Mesenterium aufgehängt, das die gleiche histologische Beschaffenheit zeigt wie der Cölomsack (Taf. X, Fig. 15 *ms*). Es setzt

sich einerseits an der ventralen Leibesmuskulatur anderseits dorsal an dem Ovarium an. Das Lumen des Samenleiters wird begrenzt von Cylinderzellen, die Wimpern tragen. Ihre Höhe beträgt im mittleren freilaufenden Teil etwa 10 μ. Die Kerne sind rundlich bis eirundlich, etwa 9 μ : 6 μ und zeigen randständiges körniges Chromatin. Nach außen folgt dann eine ganz minimale Ringmuskelschicht.

So hoch kompliziert und differenziert der männliche ausleitende Apparat in seiner höchsten Entwicklung ist, so viel einfacher stellt er sich dar im noch nicht geschlechtsreifen Tier (Taf. X, Fig. 13; Taf. XI, Fig. 16). Bei dem von mir untersuchten Tiere, bei einer Länge von 5 cm und einer Breite von 750 μ waren die Hauptteile des Apparates zwar schon zu erkennen: 1) distales Atrium, 2) Atrium, 3) Paratrium, 4) Samenleiter mit Samentrichter. Alle diese Teile bis auf die Haupterstreckung des Samenleiters und den Samentrichter zeigen sich umhüllt von einer gemeinsamen Zellmasse (Taf. X, Fig. 13 *zm*). Sie besteht aus mehreren (bis 6) aufeinanderliegenden Zellschichten. Diese sind umso dichter, je näher sie den eigentlichen Ausleitungsgängen liegen und umso lockerer, je näher sie der Leibeshöhle kommen. Die Zellen selbst sind rundlich bis länglich (10 μ : 5 μ) und lassen keinen Zellinhalt erkennen. In dieser Beziehung und auch in der Kerngröße (4 μ : 6 μ) stimmen sie ganz mit den schon mehrfach beschriebenen Peritonealzellen überein. Durchzogen wird dieser Zellmantel mehrfach von Blutgefäßen. Die äußere männliche Geschlechtsöffnung ist oval und zeigt einen großen Durchmesser von 15 μ und einen kleinen von etwa 10 μ, verengt sich aber sehr rasch auf etwa 3 μ. Das distale Atrium zeigt sich hier nur als ein versical nach oben ziehender einfacher Schlauch. Das an seinem höchsten Punkte etwa 9 μ weite Lumen wird ausgekleidet von cylindrischen Zellen. Ihre Höhe ist nicht überall gleich groß, was zu Falten und Furchungsbildungen führt. Im Mittel ergab sich die Höhe als etwa 12 μ betragend, die Breite ist ungefähr 4,5 μ. Die Kerne der Zellen liegen alle an der Basis. Sie sind oval, 7 μ : 4 μ, führen körniges Chromatin und hier und da ließ sich ein dunkel gefärbter Nucleolus wahrnehmen. Der Zellinhalt erscheint grob granuliert. Flimmern oder eine ähnliche cuticulare Randsaumbildung wie bei dem Ausführgange des entwickelten Tieres konnte ich nicht erkennen. Nach außen folgt auf diese Zellschicht eine etwa 1,5 μ dicke Muskellage, die nur Längsfasern erkennen läßt und auch diese setzt sich dann sogleich der schon oben geschilderte Zellmantel auf.

Etwa in einer Höhe von 90 μ über der Öffnung des distalen Atriums zweigt nach der Innenseite zu das Paratrium ab (Taf. X, Fig. 13 *pa*).

Diese Abzweigung erfolgt unmittelbar aus dem distalen Atrium; von einem Paratrialschlauch ist nichts zu erkennen, wenn man nicht die sehr kurze senkrecht zur Körperwand laufende Verbindungsstrecke zwischen dem dorso-ventralen distalen Atrium und dem caudat-rostrat sich erstreckenden Paratrium als den Beginn eines solchen auffassen will. Die Lage des Paratriums ist nicht horizontal, sondern es zeigt eine leichte Ansteigung nach oben. Seine Länge beträgt etwa 50 μ, sein Umfang 30 μ : 37 μ, und ist also von ovaler Gestalt. Gleich von Beginn an zeigt es ein deutliches Lumen (6 μ : 12 μ). Es wird begrenzt von einer einfachen Zellschicht aus cylindrischen Zellen von einer Höhe von etwa 12 μ und einer Breite von etwa 6 μ. Die Kerne dieser Zellen sind basalständig, breit-oval (7,5 μ : 6 μ) und führen körniges Chromatin. Die Zelle scheint feine Wimpern zu tragen. Der Zellinhalt stellt sich grob granuliert bis flockig dar. Auf diese Zellschicht folgt eine Muskulatur von etwa 1,5 μ Dicke. Auch hier konnte ich nur Ringmuskulatur erkennen. Dorsal auf das Paratrium legt sich das Atrium auf (Taf. X, Fig. 13 *a*). Es zweigt dieses in derselben Weise von dem distalen Atrium ab wie das Paratrium und zwar etwa 130 μ über der Öffnung nach außen. Seine Länge beträgt 50 μ und sein Umfang, ein breites Oval, ist 65 μ breit und 40 μ hoch. Das Lumen, stark niedergedrückt, beträgt 27 μ : 9 μ. Die innere Zellwandung des Atriums ist genau so hoch (12 μ) wie die des Paratriums. Die Kerne stehen ebenfalls basalständig, doch sind sie bedeutend schmäler, etwa 7,5 μ lang und nur 1,5 μ breit und lassen körniges Chromatin erkennen. Wimpern scheinen auch hier vorhanden zu sein. Auf diese Zellschicht folgt eine Muskellage (1,5 μ dick) analog wie bei dem Paratrium.

Der Samenleiter beginnt mit einem stark dorsoventral flachgedrückten Wimpertrichter, der sehr nahe an der Körperwand anliegt. Seine Dimensionen betragen: Höhe = 30 μ, Breite = 150 μ und Länge = 40 μ. Der Trichter setzt sich im elften Segment fort in eine dünne, etwa 12 μ im Durchmesser betragende Röhre. Sie verläuft anfangs dicht an der Leibeswand her und steigt erst in ihrem letzten Verlaufe ziemlich rasch nach oben. Sie dringt nahe an der Kuppe in den das Atrium und Paratrium umhüllenden Zellmantel ein und mündet in das proximale Ende des Atriums ein. An der Wandung des Samenleiters lassen sich drei Teile erkennen: 1) ein äußerer lockerer peritonealer Zellbelag, 2) eine dünne Muskellage und schließlich 3) eine meist nur aus vier Zellen auf dem Querschnitt bestehende Zellschicht. Die Kerne sind oval, 4,5 μ : 2,5 μ groß. Das Lumen ist sehr klein,

nur etwa 3 μ weit und daher ist es oft schwer zu erkennen, daß eine feine Wimperung vorhanden ist. Aufgehängt ist der Samenleiter an einem Mesenterium, das sich einmal an der ventralen Muskulatur, das andre Mal an der weiblichen Keimdrüse festheftet.

Vergleiche ich nun alle diese bezüglich des männlichen Ausführganges gemachten Feststellungen mit den Angaben MICHAELSENS und STEPHENSONS, so ergeben sich da eine große Anzahl von Abweichungen. Auf die verschiedenen Größenverhältnisse der einzelnen Teile, auf Anzahl und Art der Windungen innerhalb des Cölomsackes glaube ich natürlich kein Gewicht legen zu dürfen, da das ganz sicher nur individuelle Verschiedenheiten sind, wie ich selbst durch den Vergleich mehrerer Schnittserien durch gleich geschlechtsreife Tiere feststellen konnte. Hierher scheint auch die Form des Cölomsackes zu gehören; denn ich fand auch solche Individuen, bei denen die Gestalt des Cölomsackes mit den von MICHAELSEN gezeichneten mehr übereinstimmte und die Lage sich auch nahezu mit seinen diesbezüglichen Angaben deckt. Andre Abweichungen lassen sich so erklären, daß eben den beiden Forschern nicht so ganz entwickelte Exemplare bezüglich des Geschlechtsapparates vorlagen wie mir. Dies trifft sicher für STEPHENSON zu, der selbst angibt: "I think it probable that most, if not all, the differences between the Hamburg specimens and the present one are to be referred to their being in different stages of development."

STEPHENSON sagt weiter: "The atrium and paratrium are confined to segment XI and do not encrouch on XII", ein deutliches Zeichen, daß die Entwicklung des männlichen Ausführganges noch nicht abgeschlossen war, wie aus dem Vergleich des ausgebildeten und jugendlichen Tieres, wie ich sie vorstehend beschrieb, hervorgeht. Auch die Angaben: "The distal section of the atrium is straight throughout, not hooked at its dorsal extremity" und "their (Atrial- und Paratrialschlauch) lumina never unite and open separatly into the distal section of the atrium", lassen sich als auf Beobachtungen an noch nicht völlig geschlechtsreifen Individuen beruhend erkennen. Jedenfalls ist die von STEPHENSON seinen Angaben zugrunde gelegte *Branchiura* aber schon etwas weiter entwickelt gewesen als meine jugendliche Form. Dafür spricht schon das Vorhandensein von Windungen in dem Cölomsack, wenn er sagt: "The combined atrium and paratrium undergo fewer windings in the coelomic sac than is described by MICHAELSEN." Nicht vereinbaren läßt sich bis jetzt mit meinen vergleichenden Untersuchungen seine Angabe: "The proximal part of the atrium is a spherical sac, sharply marked off from the middle portion" und weiter "There

is no bulky covering of gland cells surrounding either atrium or paratrium."

Ich komme nun zu einem Vergleich der Angaben MICHAELSENS mit den meinigen. Für eine weitere Entwicklung meiner Individuen spricht vielleicht die Vermutung, daß das einfach nur »hakenförmig umgebogene proximale Ende« des distalen Atrialteiles, wie es an dem Hamburger Exemplar zu beobachten war, bei fortgeschrittenem Wachstum sich etwa zu einer großen Schleife herausbildet. Nicht so einfach zu erklären scheinen mir die Angaben bezüglich der Gestaltung des Paratriums und des Atriums. Jenes soll »ein fast bis zum Schwinden stark verengtes Lumen« besitzen, keine Flimmerzellen im Innern aufweisen und auch keine Muskulatur haben. Bei den Göttinger Exemplaren zeigte sich sowohl im Jugend- als auch im völlig entwickelten Zustande ein deutliches Lumen, es treten Flimmerzellen auf, es findet sich eine, wenn auch nur sehr dünne Ringmuskulatur. Dazu kommt noch das im Innern des entwickelten Paratriums vorhandene Drüsenprodukt. Bezüglich des Atriums gibt MICHAELSEN ähnlich wie STEPHENSON einen erweiterten proximalen Teil an, die Göttinger Individuen zeigen stets ein breit abgerundetes und verengertes Ende. Das Lumen des Atriums erweist sich auch als alles andre wie »mäßig weit«. Besonders bemerkenswert erscheint mir noch der Unterschied der Hamburger Individuen von den von mir untersuchten bezüglich des Eindringens des Samenleiters in die Wand des Atriums. MICHAELSEN zeichnet dies als im zwölften Segment geschehend, während es von mir stets schon im elften beobachtet wurde.

Einen besonderen Vergleich mit BEDDARDS Ausführungen bezüglich des männlichen Ausführungsganges diskutierend einzugehen, kann ich wohl unterlassen, da MICHAELSEN sich darauf ausführlich einließ. Ich glaube MICHAELSEN beipflichten zu können, daß die Unterschiede zwischen den Londoner Exemplaren einerseits und den Hamburger und Göttinger anderseits nicht auf verschiedene Alterszustände zurückzuführen sind; denn auch das von mir beschriebene junge Stadium läßt keine Homologie mit den BEDDARDschen zu. Der Ausbildung der übrigen Teile des Geschlechtsapparates nach zu urteilen, müßte das Londoner Individuum zwischen den von mir behandelten Altersstadien stehen. Von einem differenzierten Atrium und Paratrium, wie sie von mir als deutlich abgezweigte Bildungen vom distalen Atrium festgestellt wurden, läßt sich dann aber in dem doch älteren Exemplar BEDDARDS nichts erkennen. Es muß also entweder, wie MICHAELSEN schon nahelegt, die Londoner *Branchiura*-Form eine andre sein als

die sonst beschriebenen, oder aber Beddard hat sich infolge seines geringen Materials geirrt.

Weiblicher Ausführgang.

Über den weiblichen Ausführgang finden sich bei den Autoren Beddard und Stephenson nur ganz kurze Angaben. Beddard spricht von einer weiblichen Geschlechtsöffnung, die sich auf der Intersegmentalfurche XI/XII befindet. Etwas weitere Angaben macht Stephenson; er schreibt: "I find an ovarian funnel on septum XI/XII, which leads to the exterior by a short oviduct opening on segment XII, a little distance behind the level of septum XI/XII". Diese Angabe besteht zu Recht. Etwa 30 μ hinter dem Dissepiment XI/XII befindet sich die etwa 50 μ weite weibliche Geschlechtsöffnung. Ihre Lage scheint nicht ganz fest bestimmt zu sein. Meist fand ich sie in der Ecke liegend, wo die mehr oder weniger abgeplattete Bauchseite von *Branchiura* mit der gewölbten Seitenwand zusammenstößt (Taf. X, Fig. 11). Einmal jedoch und dies aber auf nur einer Seite, war sie etwas dorsalwärts verschoben. Die Öffnung, die sich als eine deutliche Einstülpung der Epidermis erkennen läßt, führt in einen sehr engen Oviduct, dessen Wandungen stellenweise zusammenstoßen und dadurch das Lumen = 0 werden lassen. Beim oder manchmal auch schon kurz vor dem Austritt aus der Längsmuskulatur erweitert sich der Kanal und durchbricht gleichzeitig das Septum XII/XI. Im elften Segment befindet sich dann nur noch der Eitrichter. Dieser kann verschiedene Gestalt annehmen. Einmal zeigt er sich dorso-ventral flachgedrückt und kann eine mehr schlitzförmige Öffnung haben, deren Maße 160 μ : 10 μ betragen, das andre Mal ist seine Öffnung etwa kreisförmig mit einem Durchmesser von etwa 60 μ. Die Höhe des Oberrandes des Trichters oberhalb der Körperoberfläche des Wurmes schwankt zwischen 150 bis 170 μ. Die ganze Längenausdehnung des weiblichen Ausführganges berechnet sich vom Septum an nach der Anzahl der durch ihn gelegten Schnitte auf ungefähr 140—150 μ. Die Wandung des Oviducts setzt sich aus einer einfachen Zellschicht zusammen. Diese Zellen besitzen cylindrische Gestalt und sind im Mittel, ihre Höhe schwankt nämlich, etwa 8 μ hoch. Das Lumen des Oviducts zeigt infolge dieser wechselnden Zellhöhe mancherlei Falten. Die Zellgrenzen sind nicht deutlich zu erkennen, ebenso wenig ist eine Flimmerung zu beobachten. Die Kerne sind länglich, oval und etwa 10 μ : 4 μ groß; sie lassen ein deutliches körniges Chromatin erkennen. Ein dem Eileiter an sich zukommender Muskelbelag ist nicht vorhanden. Die

Muskeln des Septums legen sich jedoch der Trichterwand fest an und verfolgen streckenweise den Oviduct durch die Längsmuskulatur.

In dem jugendlichen Exemplar war von einem weiblichen Ausführgange nichts zu entdecken. Es zeigt sich nur 100 μ über der Körperoberfläche im Septum XI/XII der Trichter schon vorhanden; er ist etwa 40 μ lang, 30 μ breit und stellt eine Kommunikation zwischen dem XI. und XII. Segmente dar.

Receptaculum seminis (Taf. X, Fig. 14; Taf. XI, Fig. 17 *rs*).

Das Receptaculum seminis liegt, wie BEDDARD, MICHAELSEN und STEPHENSON auch angeben, im zehnten Segment. Seine 30 μ weite Öffnung liegt etwa 100 μ hinter dem ventralen Borstenbündel und 60 μ vor dem Septum X/XI. Die Gestalt ist sehr wechselnd; sogar innerhalb eines Tieres kann das rechte Receptaculum von dem linken verschieden sein. Stets kann man zwei Abschnitte deutlich voneinander unterscheiden: den Ausführungskanal und das eigentliche Receptaculum. Der Ausführgang erhebt sich mehr oder weniger senkrecht in die Leibeshöhle hinein (Taf. X, Fig. 14 *rs*). Sein Lumen ist verschieden weit infolge zahlreicher Falten, die sich in sein Inneres erheben. Sie kommen durch die verschiedene Höhe der Zellen der inneren Zellschicht zustande. Sie werden bis 20 μ hoch und etwa 7 μ breit. Die Kerne liegen ungefähr in der Mitte der Zellen, sind etwas lang gestreckt (etwa 9 μ : 6 μ) und erhalten verstreute Chromatinkörner. Wimperung habe ich auf diesen Zellen nie beobachtet. Auf sie folgt nach außen eine Muskelschicht aus inneren Längsmuskeln (etwa 3 μ dick) und äußeren Ringmuskeln (etwa 6 μ) bestehend. Überzogen wird der ganze Ausführgang analog wie das distale Atrium von peritonealen Zellen. Diese sind von blasiger Gestalt und lassen keinen gefärbten Zellinhalt erkennen. Ihre Größe steigt bis zu etwa 14 μ : 10 μ. Der Kern liegt wandständig, ist schwach bohnenförmig gebogen und führt nur wenige Chromatinkörnchen. Seine Maße ergeben sich etwa 7 μ : 4,5 μ. Dieser Teil des Receptaculums, der etwa 350 μ lang ist, zeigt bei allen untersuchten Formen ziemlich übereinstimmende Gestalt, nicht so jedoch der eigentliche blasige Teil. Dieser zeigt entweder einen kreisförmigen Querschnitt oder er ist seitlich stark zusammengepreßt. Einmal mündet der nach außen führende Kanal auf der äußeren Seitenfläche etwa in der Höhe eines Drittels der Blase in diese ein, das andre Mal setzt er sich auf der Mitte der ventralen Fläche an. Während im einen Falle dann die Hauptmasse des Receptaculums nach innen überhängt (Taf. X, Fig. 14 *rs* [rechts]), tut sie es im zweiten Falle

nicht oder aber nach innen und nach außen; die Einmündung des verticalen Kanals kann so in die Blase selbst eingestülpt sein. Das eigentliche Receptaculum, dessen Achse horizontal liegt, erstreckt sich von der mehrfach erwähnten Einmündungsstelle des Ausführkanals aus nach vorn bis nahe an das Septum IX/X. Seine Ausdehnung nach hinten ist sehr gering und kommt es hier fast zu einer Berührung mit dem Dissepiment X/XI. Der caudale Teil der Blase ist weit, kreisförmig oder seitlich zusammengedrückt. Nach dem vorderen Ende des Segmentes zu nimmt der Querschnitt immer mehr ab. Das Receptaculum endet stets blind. Jedoch kann es das eine Mal hakenförmig nach unten umgebogen sein, das andre Mal schließt es einfach stumpf ab.

Zu äußerst wird die Blase des Receptaculums ebenfalls bedeckt von dem hier aber nur sehr lockeren und darum nur stellenweise erhaltenen peritonealen Zellüberzug (Taf. X, Fig. 14). Darunter folgt eine dünne Muskellage, 1,5—2 μ stark, die auf den Querschnitten nur Ringmuskeln erkennen läßt. Darunter folgt dann eine etwa 15—18 μ dicke Zellschicht. Die Zellen sind etwa 10—15 μ breit und führen einen länglichen bis runden Kern. Dessen Maße liegen zwischen 7 und 10 μ, das Chromatin ist locker und körnig. Der Zellinhalt, soweit er überhaupt vorhanden, ist gekörnelt. Nach außen tragen die Zellen einen kontinuierlichen Randsaum. Innerhalb des Hohlraumes befindet sich in den von mir untersuchten Exemplaren ein formloser, körniger Inhalt, der sich stellenweise den Zellen auflegt, stellenweise nur den Centralraum, wohl infolge von Kontraktion durch das Fixieren, einnimmt. Oft ziehen sich von dieser im Innern gelegenen Masse strahlig ausgehende Fäden zu den Zellen. Dem Aussehen nach gleicht diese Masse dem Zellinhalt und ist wohl als ein Drüsenprodukt anzusehen. Spermamasse ist es nach dem unten noch zu beschreibenden Aussehen der Spermatozoen keinesfalls.

Auf den Präparaten des jugendlichen Individuums zeigt sich an der Stelle des Ausführganges des Receptaculum seminis innerhalb der Muskulatur der Körperwand ein dichter Zellhaufen analog dem, der den männlichen Ausführgang umhüllt (Taf. XI, Fig. 16). Er erstreckt sich nur wenig über die Längsmuskulatur in die Leibeshöhle hinein und hat an seinem dicksten Teile einen Durchmesser von etwa 100—130 μ. Von außen her führt ein ganz feiner Kanal in diesen Zellhaufen, läßt sich aber dann darin nicht weiter verfolgen.

Vergleiche ich meine Befunde mit denen der andern Autoren, so können sie trotz der beobachteten großen Variabilität des Receptaculums diesen allen nicht gerecht werden. Beddard bezeichnet die

Gestalt als "more or less pear-shaped, narrowing towards the external opening". MICHAELSEN beschreibt wohl einen scharf ausgeprägten Ausführungsgang, die eigentliche Ampulle aber als annähernd kugelig, so daß für das ganze Receptaculum eine »retortenförmige Gestalt« resultiert. STEPHENSON endlich sagt: "The spermathecae are small egg-shaped, with thick walls and small lumen". Ob hier nun die große Verschiedenheit der einzelnen Beobachtungen auch auf verschiedene Alterszustände der untersuchten Formen zurückzuführen ist, wage ich in diesem Falle vorerst noch nicht zu entscheiden.

Hoden und Samensack.

Die Hoden sind bei *Branchiura Sowerbyi* paarig vorhanden und liegen im zehnten Segmente (Taf. XI, Fig. 16, 17 *h*). Sie sind festgewachsen am unteren Teile des Septums IX/X und erstrecken sich von hier sowohl rückwärts als auch aufwärts am Darm vorbei. Äußerlich sind sie umhüllt von einer sehr dünnen, homogenen und kernlosen Membran. Am dorsalen Teil tritt der Hoden in die oder vielleicht besser den Samensack ein. Dieser Samensack stellt sich nach dem jüngsten von mir geschnittenen Tiere dar als ausgehend von einer Divertikelbildung des Dissepiments XI/XII (Taf. XI, Fig. 16). Es befindet sich nämlich seitlich des Darmes etwa in der Mitte der Segmenthöhe vom Septum gebildet eine sich in das elfte Segment erstreckende Einstülpung. Abweichend von den sonst bei Tubificiden und Oligochäten überhaupt angestellten Beobachtungen tritt bei *Branchiura* das ganze Septum in die Divertikelbildung ein und nicht nur die dem elften Segmente zugekehrte Hälfte. Es besteht also hier eine Kommunikation zwischen dem Samensack und dem zwölften Segmente. Ein weiterer beachtenswerter Umstand ist der, daß ich eine derartige Divertikelbildung nur auf der einen Seite feststellen konnte, obwohl sonst im Bau des Samensackes bilaterale Symmetrie herrscht. Das Divertikel, das schließlich schlauchförmige Gestalt annimmt, wendet sich zuerst nach außen der Körperwand zu. In deren Nähe biegt er nach oben um in einem scharfen Bogen, so daß die beiden Schenkel sich berühren. Bald tritt nun eine Erweiterung des Samensackes ein, der in Gestalt einer Blase dann dem Darm stellenweise aufliegt. In der Medianen dicht oberhalb des Darmes führt ein schmaler Ductus durch das Dissepiment in das Segment X. Hier tritt sofort eine Erweiterung ein derart, daß der ganze Raum oberhalb des Darmes angefüllt ist von dem Samensacke, dieser erstreckt sich im hinteren Teil des Segments an dem Darme vorbei nach unten. Die Wandung schmiegt sich sowohl den

Dissepimenten als auch der Körperwand dicht an. Besonders auffallend ist innerhalb des dorsalen Teils des Samensackes im zehnten Segmente das Auftreten eines Pseudoseptums. Die Wandung des Samensackes wird begleitet und überzogen von zahlreichen Schlingen des Blutgefäßes. Eine solche Schleife tritt auch in den Samensack ein und läuft entlang einem sich einerseits auf der dorsalen Wand des Darmes, anderseits an der dorsalen Längsmuskulatur sich festheftenden muskulösen Aufhängeband, das so den Samensack durchzieht. Ganz analog wie durch das Septum XI/X, so führt auch durch das Septum X/IX eine schmaler Ductus aus der Hauptmasse des Samensackes in das Segment IX hinein. Die Form dieses Abschnittes ist die einer auf dem Darm beinahe aufliegenden Blase, die nach den Seiten zu sich verlängert und abgestumpft blind endet. Sie war in dem



Textfig. 45.
Branchiura Sowerbyi. Hodenspitze eines jugendlichen Tieres. Vergr. 1100.

untersuchten Tiere kleiner als die des elften Segmentes. Gemäß der Herkunft der Samensackwandung lassen sich Muskelfasern und die schon erwähnten begleitenden Blutgefäße feststellen. Die in der Wand liegenden Kerne lasen körniges Chromatin erkennen und haben eine mittlere Größe von etwa 6 μ : 3 μ. Wie sich die seitlich vom Darm gelegenen ventralen Teile der Samensackwandung des zehnten Segmentes verhalten, läßt sich nicht genauer erkennen. Dem Verlauf der Blutgefäße nach reicht der Samensack im hinteren Teil des Segmentes X, das von Hoden frei ist, ziemlich tief herab. Im vorderen Teile setzt er sich in Kommunikation mit dem Hoden, der seine Wandung durchbricht.

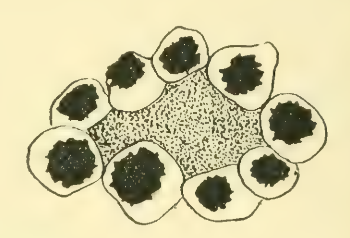
Die Entwicklung des Samensackes ist eine spätere als die des Hoden, denn ich besitze Präparate, bei denen der Hoden schon entwickelt, wenn auch noch klein ist, von einem Samensacke aber ist

dort noch nichts entwickelt. Eine so ausgedehnte Entwicklung, wie Beddard sie angibt, vom IX.—XVII. Segment, bekam ich nie zur Beobachtung.

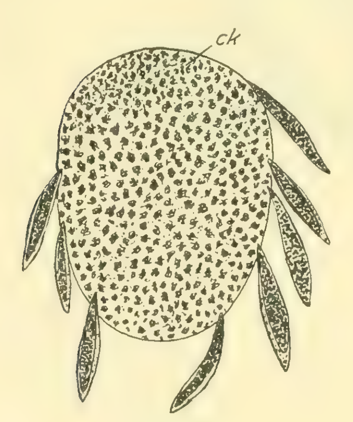
Der Hoden selbst besteht aus einer mehr oder weniger fein granulierten plasmatischen Grundmasse, die im jüngsten beobachteten Zustande syncytialen Charakter trägt (Textfig. 45). Zahlreiche Kerne liegen dicht gedrängt in dieser Grundmasse, sie sind etwa 5—6 μ groß



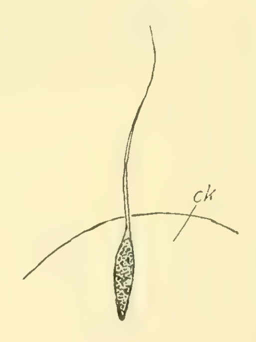
Textfig. 46.
Branchiura Sowerbyi. Spermatocyten, »Cytophorenstadium«. Vergr. 1100.



Textfig. 47.
Branchiura Sowerbyi. Teilung der Spermatocyten. Vergr. 1100.



Textfig. 48.
Branchiura Sowerbyi. Spermatiden am Centralkörper sitzend (nicht alle gezeichnet). Vergr. 1100.



Textfig. 49.
Branchiura Sowerbyi. Spermatozoid auf dem Centralkörper sitzend. Vergr. 1100.

und rundlich. Sie erscheinen infolge des randständigen deutlichen körnigen Chromatins im optischen Querschnitt hell. Feingekörnelte Chromatinfäden spannen sich zwischen den Körnern aus und führen auch zu dem deutlichen Nucleolus hin. In älteren Teilen des Hodens lassen sich dann auch deutlichere Zellgrenzen erkennen, doch wird der größte Teil der Zellen von dem Zellkern, der nun bis 7 μ groß wird, ausgefüllt. Innerhalb des Hodens lassen sich dann noch zahlreiche

Kernteilungen beobachten. Diese Zellen, die ich als Spermatocyten ansehe, lösen sich nun aus dem Verbande des Hoden los und fallen in die Samensäcke (Taf. X, Fig. 14 *ss*). Hier treten sie in Teilung ein; denn es lassen sich dort Zellgruppen bis zu 30 Einzelzellen dicht kugelig zusammenlagernd beobachten. Deren Größe beträgt etwa nur die Hälfte der ursprünglichen Zellgröße. Trifft man so eine Zellkugel im Querschnitt, so erkennt man einen grob granulierten Zentralkörper, auf dem die einzelnen Zellen mittels feiner Plasmastielchen aufsitzen (Textfig. 46). Es ist das sogenannte Cytophorenstadium. Eine weitere Stufe in der Entwicklung ist folgende: der Centralkörper hat an Größe zugenommen, ebenso die ihn umlagernden Zellen. Deren vorher feinkörniger Inhalt ist nun ganz hell und strukturlos; der Kern ist sehr dunkel geworden und hat seine runde Gestalt vertauscht mit einer zackigen (Textfig. 47). Ich bin geneigt, auf Grund von ähnlichen Bildern im Hoden selbst, diese Veränderungen, vor allem im Kern, für eine Teilungserscheinung zu halten, derart, daß sich nun als resultierende Zellen die Spermatiden bilden. Der Centralkörper nimmt an Größe weiter zu und in einem späteren Stadium zeigt er sich dicht umlagert von spindelförmigen 15—16 μ langen Zellen, den werdenden Spermatozoen (Textfig. 48). Der ebenfalls spindelförmige Kern zeigt dichtes körniges Chromatin und läßt dem Plasma nur wenig Raum. Dieses zieht sich nun allmählich zu dem Schwanzfaden aus (Textfig. 49 u. 50). Das fertige Spermatozoon hat eine ungefähre Länge von 55 bis 60 μ. Der langgestreckte Kopf trägt vorn eine rundliche Verdickung und geht allmählich in den Schwanzfaden, der sich nur durch hellere Färbung erkennen läßt, über. Wie die Spermatozoen in die Leibeshöhle gelangen, könnte auf zwei Arten geschehen. Entweder die Wandung des Samensackes zerreißt oder aber sie gelangen durch die Divertikelöffnung durch das Septum XI/XII in das zwölfte Segment und können sich nun von hier aus in die Leibeshöhle verteilen, um schließlich durch den männlichen Ausführungsgang nach außen gebracht zu werden.



Textfig. 50.
Branchiura Sowerbyi. Reifes Spermatozoid. Vergr. 1000.

Sehen wir nun noch einmal kurz wie sich die Verhältnisse bezüglich des Hodens und des Samensackes bei solchen Individuen verhalten, die sowohl die Ausführungsgänge als die Receptacula gut entwickelt haben. Ich möchte da zwei Exemplare ins Auge fassen; beide zeigen

weit vorgeschrittene Eier im Ovarium und läßt sich danach nicht gut ein Altersunterschied angeben. Bezüglich der männlichen Keimdrüse jedoch zeigt sich nun bei beiden eine Verschiedenheit in der Entwicklung. Das eine Individuum stimmt in allem, Lage und Gestalt der Hoden und des Samensackes mit dem oben beschriebenen jungen Tiere überein, nur das die Größe eine stark reduzierte ist (Taf. XI, Fig. 17 *ss*). Der Hoden umhüllt hier ganz den vertical liegenden Teil des im selben Segmente sich befindenden Receptaculum seminis, geht aber über den Ausführkanal desselben nicht hinaus. Der Samensack erstreckt sich durch Segment IX, X und XI, doch vermag ich nicht mehr den direkten Zusammenhang mit dem Septum festzustellen, was auf Querschnitten ja auch nicht gut möglich ist.

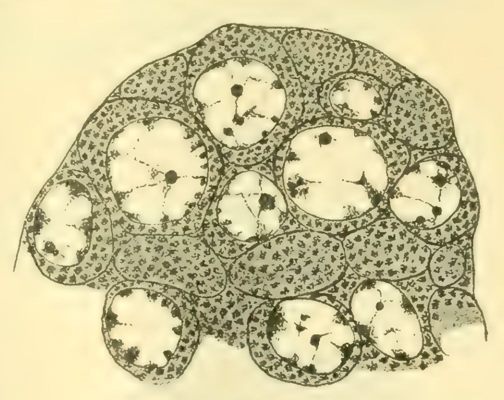
Anders gestaltet sich das Bild bei dem zweiten Individuum, das bezüglich der ausleitenden Apparate auf demselben Entwicklungsstadium steht wie das vorige. Der Hoden ist hier jedoch viel geringer ausgebildet, er nimmt nur den Raum zwischen dem Receptaculum und dem Darme ein und reicht über die Höhe desselben nicht mehr hinaus. Auch der Samensack zeigt einen ganz andern Entwicklungszustand. Weder im elften noch im zehnten Segment ist irgendeine Spur von ihm oder von sich entwickelnden Spermatozoen zu erkennen, nur im neunten Segment ist noch ein kleiner Rest vorhanden. Ich glaube auf Grund dieser Befunde eindeutig feststellen zu können, daß das letzte Individuum das älteste, bei welchem, wie ja bei fast allen Oligochäten, der Hoden nach Erfüllung seiner Tätigkeit zugrunde geht. Wäre, wie sich nach der geringeren Ausdehnung des Hodens ja auch schließen ließe, das betreffende Exemplar auf einem jüngeren Entwicklungsstadium gewesen, so müßte dann doch der Samensack noch in voller Entwicklung vorhanden sein, da sich dieser ja schon in ganz jungen Stadien in fertiger Entwicklung und Ausdehnung nachweisen läßt. Aus diesen vergleichenden Beobachtungen geht hervor, daß die Hoden früher reifen als die Ovarien, d. h. die Tiere sind proterandrisch.

Ovarien.

Die Ovarien sind bei *Branchiura* ebenfalls paarig vorhanden. Sie nehmen ihre Entwicklung vom unteren Teil des Dissepiments XI/X (Taf. XI, Fig. 16. 17 *ov*). In ganz jungen Tieren liegen sie dicht über dem Samenleiter und legen sich dem Zellmantel des sich bildenden männlichen Ausführapparates auf. Sie reichen auf diesem Entwicklungszustande über das elfte Segment nicht hinaus. Im Laufe ihrer Entwicklung wachsen sie jedoch in die folgenden Segmente hinein, und

konnte ich ihre Erstreckung bis in das XVI. Segment beobachten (Taf. XI, Fig. 17 *or*); niemals sah ich jedoch Eier im XVII.—XIX. Segment wie BEDDARD. Zur Zeit ihrer vollsten Entwicklung nehmen sie im vorderen Teil des elften Segmentes den ganzen Raum der Körperhöhle ein und sind in ihrem oberen Teile oft nur durch den Rest des Samensackes getrennt.

Im Bereich des Cölomsackes des männlichen Ausführkanals, sind sie auf den Raum zwischen diesem und den Darm eingeschränkt. Dorsal über dem Darm kann es hier schon zu einer Verschmelzung der beiden Ovarien kommen (Taf. X, Fig. 15 *ov*). Vom zwölften Segment ab läßt sich dann beobachten, daß das Ovarium der rechten Seite das Übergewicht bekommt, das linke dann ganz obliteriert. Eingehüllt ist das Ovarium von einer feinen kern- und strukturlosen Membran, gerade wie der Hoden. Auf ganz frühem Entwicklungszustande lassen sich auch, was die Zellen anbetrifft beide, Hoden und Ovarium, histologisch nicht voneinander unterscheiden. Bald jedoch werden die Kerne, der dichtgedrängt liegenden Zellen im Ovar größer und bläschenhafter (Textfig. 51). Im gleichen Entwicklungszustand ist die Größe der Einzelkerne etwa 10 μ gegen 7 μ im Hoden. Die Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen, das Protoplasma ist gröber, flockiger granuliert als in den Hodenzellen. Wie sich die Eier nun entwickeln, läßt sich in den Eierstöcken eines reifen Tieres vollständig beobachten[1].

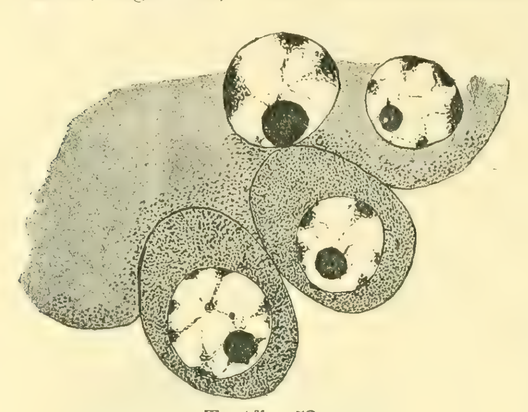


Textfig. 51.
Branchiura Sowerbyi. Spitze des jugendlichen Ovariums. Vergr. 1100.

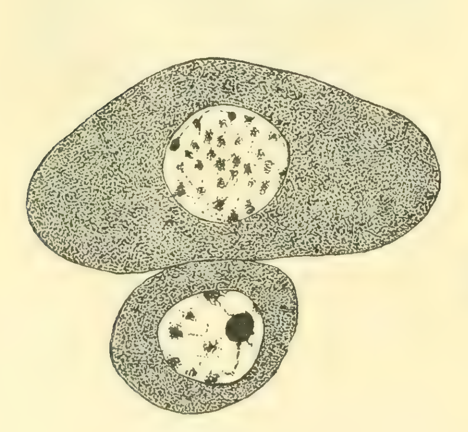
Der Kern und mit ihm vor allem sein Nucleolus nehmen an Größe zu, das Plasma der sich bildenden Eizelle wird dichter und feinkörniger (Textfig. 52). Dieses Wachstum schreitet fort. Hat der Kern, das werdende Keimbläschen, eine Größe von etwa 20 μ erreicht, so erkennt man, wie sich das Chromatin, das vorher hauptsächlich randständig war, mehr und mehr flockig verteilt (Textfig. 53). Das Plasma der

[1] Schon im XI. Segment zeigen sich innerhalb des Ovariums einzelne in die Weiterentwicklung eingetretene Eizellen, deren Anzahl gegenüber den Ureizellen in den folgenden Segmenten zunimmt. (Taf. X, Fig. 15.)

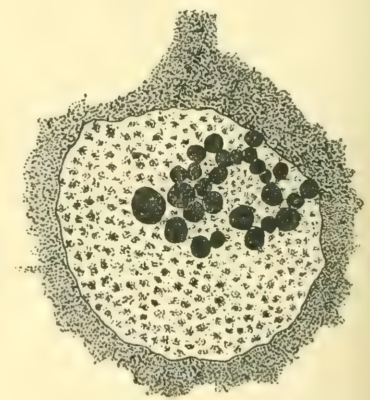
Eizelle zeigt noch keine weitere Veränderung. Mit etwa 60 μ Durchmesser erreicht das kugelige Keimbläschen sein Maximum (Textfig. 54, Taf. X, Fig. 15 *ok*). Der Nucleolus hat sich in zahlreiche runde Chromatinkugeln aufgelöst. Von nun ab streckt sich das Keimbläschen in die Länge (Textfig. 55). Hat es eine Länge von 100 μ erreicht, so haben sich die Einzelteile des Nucleolus wieder vereinigt zu einem großen deutlichen Keimfleck. Auf diesem Stadium geht auch im plasmatischen Teile des Eies eine Veränderung vor sich. Die Grundsubstanz erscheint immer noch feinkörnig. Doch lassen sich in derselben zahlreiche kugelige Gebilde, Dotterkugeln, erkennen. Diese nehmen der Grundsubstanz gegenüber immer mehr überhand und schließlich sind nur sie im Ei, das eine



Textfig. 52.
Branchiura Sowerbyi. Jugendliche Eizellen. Vergr. 1100.



Textfig. 53.
Branchiura Sowerbyi. Junge Eizelle.
Vergr. 825.



Textfig. 54.
Branchiura Sowerbyi. Keimbläschen
Vergr. 550.

mittlere Größe von etwa 1 mm annehmen kann, vorhanden (Textfig. 56 *o*). Im Keimbläschen lassen sich nun auch schon Spindelbildungen bemerken, die das Ausstoßen der Richtungskörper bezwecken — das Ei ist reif geworden. Diese reifen Eier liegen stets an der Spitze des

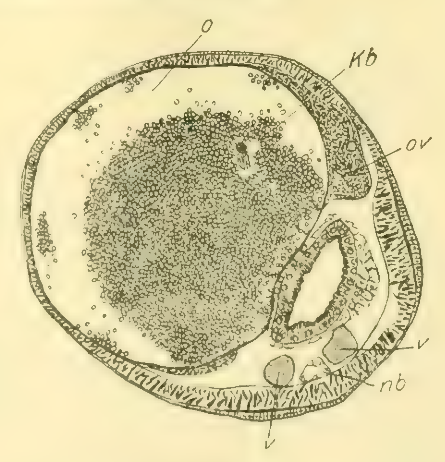
Ovariums, also in den Segmenten XVI, XV . . . Der Körper des Wurmes erhält dann eine schon äußerlich deutlich erkennbare dorsolaterale Auftreibung. Die Organe, wie Bauchmark und Blutgefäße



Textfig. 55.
Branchiura Sowerbyi. Keimbläschen (kontrahiert). Vergr. 550.

werden ganz auf die ventrale Muskulatur gedrückt, der Darm muß nach der Seite hin ausweichen. Die Leibeswandmuskulatur erscheint an diesen aufgetriebenen Stellen sehr dünn (Textfig. 56).

Eine wichtige Frage ist nun die, wie gelangen diese mächtigen Eier nach außen? Auch hier ergeben sich zwei Möglichkeiten. Einmal, wie es gewöhnlich der Fall ist, und wie sich aus dem Vorhandensein eines Oviducts schließen läßt, das Ei fällt aus dem Ovarien in die Leibeshöhle und gelangt durch den weiblichen Ausführgang nach außen. Die zweite Möglichkeit ist die, die Körperwand reißt auf und durch diese Ruptur wird das Ei frei; es wäre auch denkbar, daß der Wurm an der Stelle, wo das Ei liegt, zerbräche. Diese Wege wären die ungewöhnlichen. Eigne Beobachtungen habe ich hierüber ebensowenig



Textfig. 56.
Branchiura Sowerbyi. Querschnitt durch das 16. Segment mit einem reifen Ei. Vergr. 50. *Kb*, Keimbläschen; *nb*, Bauchmark; *o*, Ei; *ov*, Ovarium; *v*, Blutgefäße.

wie über die Art der Befruchtung gemacht, doch ist mir der letzte, wenn auch noch so gewaltsame Weg, der einleuchtendere. Von einem Fallen in die Leibeshöhle kann, bei derartig großen Eiern eigentlich garnicht die Rede sein, denn eine Leibeshöhle ist durch die ungeheure Entwicklung des Ovars ganz verdrängt. Geschähe das dennoch, so müßte das große Ei vom XVI. Segment bis ins XI. gelangen, um in den Trichter des Oviducts zu fallen. Es müßte also Segment XVI. bis XII gänzlich passieren. In diesen Segmenten liegen aber die Ovarien mit ihren noch nicht überall reifen, aber immerhin schon sehr großen Eiern, die oft zu zwei bis drei nebeneinander liegen, die Leibeshöhle also ziemlich versperren. Der Durchgang durch die Segmente wäre daher ebenso wie der Durchtritt durch die Septen mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Schließlich ist zu beachten, wie soll das fast 1 mm im Durchmesser messende Ei durch den nur 160 μ breiten Trichter und die nur 50μ weite äußere Geschlechtsöffnung ins Freie gelangen. Es müßte sich dann die äußere Öffnung um das fast 20-fache ausdehnen. Diese Bedenken möchte ich hier nur angedeutet haben, ohne aber, aus Mangel an eignen Beobachtungen, mich gänzlich für die eine oder andre Art der Eiablage zu entscheiden. Zu berücksichtigen ist noch, daß bei einer Eiablage infolge einer Ruptur es unerklärlich bleibt, wie eine Kokonbildung zustande kommt, ja dies ist dann wohl sogar ganz ausgeschlossen. Da ich nun aber junge Branchiuren innerhalb vom Kokon beobachtet habe, so wäre es vielleicht möglich, daß hier zwei Arten der Ablage vorkommen, einmal mit und einmal ohne Kokon.

Einige entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen.

Zum Schlusse dieses ganzen Abschnittes über den Geschlechtsapparat möchte ich noch einige interessante Daten und Beobachtungen mitteilen, die ich zu Anfang meiner Bearbeitung von *Branchiura* bezüglich des Schicksals der in Kokons abgelegten Eier gemacht habe. Leider wurde ich damals durch Krankheit verhindert, diesen wichtigen Funden die gebührende Aufmerksamkeit zu schenken. Die Kokons fand ich damals in meinen Kulturen, seit jener Zeit gelang es mir aber niemals mehr sie dort wiederzufinden, ebensowenig wie in den Becken des Warmhauses. Trotz dieser Lückenhaftigkeit der damaligen Beobachtungen stehe ich nicht davon ab, sie mitzuteilen.

Die Periode der Geschlechtsreife ist bei *Branchiura* eine ziemlich ausgedehnte. So fand ich am 8. Februar 1910 abgelegte Kokons und schnitt eine am 12. August 1910 fixierte Form, die ein Ei kurz vor der

Ablage enthielt. Daß dieser letzte Grenztermin kein Ausnahmefall ist, bezeugen die Zwischenfunde reifer Geschlechtstiere vom 9. und 26. Juni. Von dem im Februar 1910 erhaltenen wenigen Kokons hatte ich drei isoliert und einige Zeit lebend erhalten. Ein Kokon, am 8. gefunden, enthielt zwei Embryonen. Er besaß eine Längenausdehnung von 5 mm und eine Breite von 3 mm Die beiden Embryonen lagen zusammengeringelt nebeneinander, nochmals, außer in der derben Kokonhaut, in eine zarte Hülle eingeschlossen. Am 10. zeigte sich der Kokon verletzt, am 13. war er leer und nur erfüllt von einer Unmasse von Infusorien. Ein zweiter, auch am 8. gefundener Kokon enthielt einen kleinen Wurm, der schon Kiemenanhänge aufwies und ein Ei. Er zeigte eine Länge von etwa 6,5 mm und eine Breite von 3,7 mm. An dem Inhalt zeigten sich bis zum 14. keine wesentlichen Änderungen. Der junge Wurm befand sich in der mit einer Flüssigkeit, über deren Beschaffenheit und Zusammensetzung ich nichts aussagen kann, erfüllten inneren Hülle stets in einer sich um seine Achse drehenden Bewegung. Am 15. war der kiementragende Wurm ausgeschlüpft und nur noch das Ei, das in seiner Größe (etwa 1 mm) ungefähr mit dem reifen noch im Ovarium liegenden Ei übereinstimmte, oder vielleicht schon ein junger runder Embryo, im Kokon, ohne irgendwelche Veränderungen gegen die früheren Tage aufzuweisen. Das ausgeschlüpfte Tier hatte eine Länge von etwa 10 mm. Am 16. waren die Anfänge der »Herzschleifenbildung« deutlich zu erkennen. Am 17. hatte er schon um 3 mm an Länge zugenommen. Dieses Längenwachstum ging nun ziemlich rasch vor sich, doch ist das Exemplar leider am 25. zugrunde gegangen. Ein dritter, in der Zeit vom 11. bis 12. abgelegter Kokon war schon am 25. völlig leer. Ich bin aber nicht in der Lage gewesen, ihn in der Zwischenzeit zu beobachten und kann daher nicht sagen, ob das darin enthalten gewesene Ei zur völligen Entwicklung und der daraus entstandene Wurm zum Auskriechen gelangt ist. Sollte das der Fall gewesen sein, so war die Entwicklung im Kokon innerhalb 14 Tage vollendet gewesen. Auffallend ist vielleicht noch die Beobachtung am zweiten Kokon, in dem das eine Ei oder der ganz junge Embryo immer unverändert blieb. Vielleicht geht auch in unserm Falle von mehreren Eiern in einem Kokon immer nur eins in die Entwicklung ein, doch würde von dieser bei andern Formen beobachteten Regel der erste bechriebene Kokon mit den zwei Embryonen abweichen.

Sämtliche Kokons stimmten in der zitronenförmigen Gestalt und der gelblichen zelluloidartigen, durchscheinenden Hülle überein. An dem einen Pol fand sich immer ein pinselartiges Gebilde vor, was viel-

leicht zum Anheften dienen dürfte. Ich fand allerdings die Kokons immer nur im Schlamm. Diese Tatsache, würde allerdings nicht gegen ein Anheften unter günstigeren Bedingungen, wie meine Kulturen sie boten, sprechen. Im Januar und Februar gingen mir nämlich regelmäßig die darin gehaltenen Wasserpflanzen aus, an denen ein Anheften eventuell hätte statthaben können. Die Wandung des Kokons war an den beiden Polen stets verdickt und am meisten an dem, der den pinselartigen Anhang trug.

Ich gedenke nun meine Aufmerksamkeit speziell auf die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse von *Branchiura Sowerbyi* Beddard zu richten und dabei mehr und genaueres auch über diese jüngsten Stadien feststellen zu können.

Göttingen, im Juni 1913.

Benutzte Literatur.

F. E. Beddard, On the Anatomy and Histology of Pleurochaeta Moseleyi. Trans. Roy. Soc. Edingbourgh. Vol. XXX. 2. Part. (499). 1883.

— A new branchiate Oligochaete. Journ. of microscopical Science. Vol. XXXIII. 1892.

— A Monograph of the Order Oligochaeta. 1895.

— Preliminary Notice of South-American Tubificidae coll. by Dr. Michaelsen, including the Description of a Branchiate Form. Ann. Mg. N. H. (6). Vol. XIII.

A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Bourne, On Chaetobranchus, a new Genus of Oligochaetous Chaetopoda. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXXI. 1890.

— On Megascolex coeruleus, Templeton, from Ceylon; together with a Theory of the Course of the Blood in Earthworms. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXXII. 1891.

Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbricus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.

S. R. Cajal, Über einige Methoden der Silberimprägnierung zur Untersuchung der Neurofibrillen, der Achsencylinder und der Endverzweigungen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. Bd. XX. 1903.

Claparède, Etudes anatomiques sur les Annélides, Tubellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1862.

— Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1862.

CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere usw. 1863.

— Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. Vol. XIX. 1868. XX. 1870.

— Recherches sur la Structure des Annélides sédentaires. Genève, Bale, Lyon 1873.

J. CUNNINGHAM, The significance of KUPFFERS Vesicle with remarks on other questions of Vertebrate Morphology. Quart. Journ. of Micr. Science. (2). Vol.XXV. 1885.

EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1868.

C. EMERY, La Régénération des segments postérieurs du Corps chez quelques Annélides polychètes. Arch. Ital. Biol. T. VII. 1886.

GREEF, Über die Organisation der Echiuriden. Sitzungsber. d. Ges. d. ges. Naturw. Marburg 1874.

GRUBE, Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. Arch. f. Naturgsch. Vol. XXI. I.

B. HATSCHEK, Beiträge zur Entwicklung und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXIV. 1877.

B. HATSCHEK, Studium zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.

J. HAVET, Structure du système nerveux des Annélides. La Cellule. T. XVII. 1900.

R. HESSE, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

MC. INTOSH, Beiträge zur Anatomie von Magelona. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI. 1878.

R. JACOBY, Anat.-histol. Unters. der Polydoren der Kieler Bucht (Dissertation). Kiel 1883.

H. JOSEPH, Untersuchungen über die Stützsubstanz des Nervensystems. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII. 1902.

W. KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.

T. KODI, Eine neue Methode zur Färbung des Centralnervensystems. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. LIX. 1902.

KORSCHELT-HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893.

KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Pétersbourg. VII. Serie. T. XVI. Nr. 12. 1871.

LANGERHANS, Die Wurmfauna von Madeira Zeitschr. f. wiss. Zool. 1880.

RAY LANKESTER, The Anatomy of the Earthworm. Quart. Journ. of Micr. Science. N. S. Vol. V. 1865.

F. LEYDIG, Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.

— Über Phreoryctes Menkeanus Hoffmeister. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. 1865.

— Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

— Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

— Über Argulus foliaceus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889.

JACQUES LOEB, Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 1896.

EDUARD MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV.

W. MICHAELSEN, Beiträge zur Kenntnis der deutschen Enchytraeiden-Fauna. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.

— Die geographische Verbreitung der Oligochäten. Berlin 1903.

— Zur Kenntnis der Tubificiden. Arch. f. Naturgesch. 74. Jahrg. Bd. I.

— Oligochaeta. Tierreich, Buch 10. 1900.

S. MICHAILOW, Innervation des Herzens im Lichte der neuesten Erforschung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1911.

MORGAN-MOSZKOWSKY, Regeneration. Leipzig 1907.

MRAZEK, A. Fauna der Warmhäuser. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. 1902.

NASSE, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden (Dissertation). Bonn 1882.

D. NILSSON, Die FISCHELsche Alizarinfärbung und ihre Anwendbarkeit für die Polychäten, speziell Pectinaria Koreni Mgrn. Zool. Anz. Bd. XXXV. 1910.

DAVID NILSSON, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychäten. Zoologiska Bidrag trån Upsala. Bd. I. 1912.

NUSSBAUM, Bau, Entwicklung und morphologische Bedeutung der LEYDIGschen Chorda der Lepidopteren. Zool. Anz. 1884.

— Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883.

E. PERRIER, Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. de zool. exp. et gén. T. IX. 1881.

L. PERRIER, Une station rhodanienne de Branchiura Sowerbyi Bedd. Ann. Univ. Grenoble. Vol. XXI. 1909.

POINTNER, Beiträge zur Kenntnis der Oligochaetenfauna der Gewässer von Graz. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII.

G. PRUVOT, Recherches Anatom. et Morphol. sur le Système nerveux des Annélides Polychètes. Arch. zool. Expér. (2). T. III. 1885.

F. RATZEL, Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms (Lumbricus agricola Hoffm.) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. 1868.

— Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. 1868.

— Histologische Untersuchungen an niederen Tieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX. 1869.

G. RETZIUS, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Würmer. Biol. Unters. RETZIUS. Bd. II. 1871.

— Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biol. Unters. N. F. Bd. IV. 1892.

— Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biol. Unters. N. F. Bd. I—X. 1892.

ERICH REUPSCH, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Gasteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.

E. ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1886.

— Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. von A. SCHNEIDER. III. Bd. 1892.

SCHULTZE, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. 1879.

SEMPER, Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. II. 1875. Bd. III. 1876. Bd. IV. 1877. 1. Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. 2. Strobilation und Segmentation. 3. Beiträge zur Biologie der Oligochäten.

IWAN SOKOLOW, Über eine neue Ctenodrilusart und ihre Vermehrung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII.

I. W. SPENGEL, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.

— Oligognathus Bonelliae, eine schmarotzende Eunicee. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. III. 1882.

F. STEEN, Anat.-Histol. Unters. von Terebellides Stroemii. Dissertation. 1883.

J. STEPHENSON, On a new species of Branchiodrilus and certain other aquatic Oligochaeta, with remarks on cephalization in the Naididae. Records of the Indien Mus. Vol. VII. Part. III. Nr. 21. 1912.

R. TIMM, Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus Hoffm. und Nais, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. a. d. zool-.zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.

H. UDE, Würmer der Provinz Hannover I. 40./41. Jahresber. Nat. Ges. Hann. 1892.

D'UDEKEM, Hist. nat. du Tubifex des ruisseaux. Mém. cour. et Mém. des Sav. etc. de l'Acad. Belg. T. XXVI. 1854—55.

FR. VEJDOVSKY, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI. 1878.

— Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. Bd. XLIII. Abt. 2. 1882.

— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

VIGNAL, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. d. zool. expér. (LACAZE DUTHIERS.) Sér. 2. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 16 und 17, sind Mikrophotographien.

Allgemein geltende Bezeichnungen,

a, Atrium;
cs, Cölomsack;
da, distales Atrium;
ep, Epineurium;
gz, Ganglienzelle;
h, Hoden;
lm, Längsmuskeln;
ms, Mesenterium;
n, Nerv;
nb, Bauchmark;
nch, Neurochordrohr;
ncha, Neurochordabzweigung;
nchz, Neurochordzelle;
nph, Nephridien;
npha, Nephridialausführgang;
nphe, Nephridialendblase;
o, Ei;
og, Oberschlundganglion;

ok, Keimbläschen;
ot, Eitrichter;
ov, Eierstock;
p, Peritoneum;
pa, Paratrium;
rm, Ringmuskeln;
rs, Receptaculum seminis;
sal, Samenleiter;
schlk, Schlundcommissur;
sl, Seitenlinie;
ss, Samensack;
tm, Transversalmuskulatur;
v, Blutgefäß;
zm, Zellmantel um den jugendlichen ♂-Ausführgang.

Tafel IX.

Fig. 1. *Lumbricus terrestris.* Querschnitt durch das Bauchmark in der Höhe einer doppelten Abzweigung des medialen Neurochords. Vergr. etwa 225.

Fig. 2. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch ein Kiemensegment und die Anhäufungen der Seitenlinienkerne. Vergr. etwa 90.

Fig. 3. *Alma nilotica.* Querschnitt durch das Bauchmark. Vergr. etwa 225.

Fig. 4. *Lumbricus terrestris.* Querschnitt durch das Bauchmark. Vergr. etwa 125.

Fig. 5. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das Bauchmark, die hinteren Spangennervern und die ventrale Körperwand. Vergr. etwa 125.

Fig. 6. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das Oberschlundganglion und die Schlundcommissuren. Vergr. etwa 120.

Fig. 7. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch ein mittleres Körpersegment in der Höhe der Borstenbündel. Vergr. etwa 90.

Fig. 8. *Lumbricus terrestris.* Querschnitt durch das Bauchmark und eine laterale Neurochordabzweigung. Vergr. etwa 225.

Fig. 9. *Branchiura Sowerbyi.* Längsschnitt durch eine Kieme. Vergr. etwa 225.

Tafel X.

Fig. 10. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch ein mittleres Körpersegment und dabei Längsschnitt durch die Nephridialendblase und den Ausführungsgang. Vergr. etwa 90.

Fig. 11. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das zwölfte Segment in der Höhe des Oviducts und Eitrichters. Vergr. etwa 90.

Fig. 12. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das elfte Segment in der Höhe der männlichen Geschlechtsöffnungen. Vergr. etwa 55.

Fig. 13. *Branchiura Sowerbyi.* Längsschnitt durch den männlichen Ausführgang eines jugendlichen Tieres. Vergr. etwa 150.

Fig. 14. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das zehnte Segment in der Höhe des Ausführungsganges des Receptaculum seminis (etwas schief). Vergr. etwa 90.

Fig. 15. *Branchiura Sowerbyi.* Querschnitt durch das elfte Segment in der Höhe der männlichen Geschlechtsöffnungen. Vergr. etwa 90.

Tafel XI.

Fig. 16. *Branchiura Sowerbyi.* Geschlechtssegmente des jugendlichen Tieres (halbschematisch). Vergr. etwa 50.

Fig. 17. *Branchiura Sowerbyi.* Geschlechtssegmente des reifen Tieres (halbschematisch). Vergr. etwa 50.

Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen.

I. Das Nervensystem von Cristatella mucedo Cuv.

Von

Adolf Gerwerzhagen,

Assistent am zoologischen Institut Heidelberg.

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XII—XIV.

I. Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde im Sommer und Herbst 1912 im zoologischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Angeregt dazu wurde ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BÜTSCHLI, dem ich schon an dieser Stelle für das Interesse, mit welchem er das Fortschreiten der Arbeit verfolgte, meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Mancherlei Gründe gaben Veranlassung, zunächst die Gattung *Cristatella* zum Objekt meiner Untersuchungen zu machen: einmal die relativ beträchtliche Größe der Einzeltiere, ferner die geringe Ausbildung der Ectocyste, die Leichtigkeit, mit der die Tiere sich ausgestreckt erhalten lassen, was alles die Untersuchung sehr förderte; endlich aber als ausschlaggebender Faktor die Möglichkeit, jederzeit frisches Material in größter Menge aus nicht allzu beträchtlicher Entfernung beschaffen zu können.

Es scheint vorerst nicht gerade günstig, daß meine Untersuchung sich nur auf einen Vertreter der Bryozoen bezieht. Vor allem wäre ein vergleichendes Studium der Gymnolämen erwünscht. Ich hoffe, das recht bald nachholen zu können. Da aber immerhin noch einige Zeit vergehen wird, bis ich zu einem Aufenthalt am Meere Zeit und Gelegenheit finde, halte ich es für zweckmäßig, die beim Studium der *Cristatella* gewonnenen Resultate einstweilen selbständig zu publizieren.

II. Historisches.

Der Darstellung meiner Ergebnisse schicke ich einen Überblick über die Geschichte der Erforschung des Nervensystems der phylactolämen Bryozoen und den zurzeit erreichten Stand unsrer Kenntnisse voraus. 1843, mehr als 100 Jahre nach der ersten Beobachtung einer Süßwasserbryozoe durch TREMBLEY, entdeckten DUMORTIER und VAN BENEDEN das Nervensystem dieser Tiere. Sie beschreiben ein Nervencentrum, aus zwei Ganglien bestehend, die durch eine darüber liegende Commissur verbunden seien, aber sonst — wie sie speziell für *Lophopus* angeben — jedes in einer besonderen Höhle liegen, und zwar supraösophageal, hinter dem Epistom. Fünf Jahre später gibt VAN BENEDEN, merkwürdigerweise ohne es zu bemerken, eine erheblich abweichende Darstellung, spricht er doch nur von einem einzigen Ganglion, das auf der »Vorderseite« eingebuchtet sein soll.

Ebenso beschreibt ALLMAN in seiner berühmten Monographie der »Fresh-Water *Polyzoa*« (1865) ein unpaares Ganglion als ovales Gebilde von etwas gelapptem Umriß, das dem Oesophagus analwärts, dicht unter dem Munde aufliegt.

HYATT (1867) dagegen erklärt das Ganglion, zweifellos unter dem Einfluß der ersten Darstellung DUMORTIERS und VAN BENEDENS, wieder für paarig, trotzdem er an ihm nichts von einem Einschnitt oder einer Ausbuchtung beobachten konnte. Er vermutet deshalb, daß die Commissur ebenso dick wie die beiden Ganglien sei und darum eine Abgrenzung der letzteren nicht möglich. Für die Nierenform des Ganglions in der Seitenansicht, die er deutlicher erkennt als die früheren Autoren, findet er eine höchst absonderliche Erklärung. Vor jeder Einziehung des Polypids soll eine Kontraktion des Ganglions stattfinden, die dazu führe, daß das basale Ende des Ganglions umbiege und sich dem apicalen Ende anlege.

NITSCHE (1868) bestätigt und vervollständigt die ALLMANsche Darstellung. Er erkennt, daß das in der Einzahl vorhandene, etwa dreimal so breite als lange Ganglion von der Seite gesehen stets nierenförmig ist, da seine Ventralfläche eine tiefe Querfurche besitzt. Embryonal soll sogar eine Hirnhöhle vorhanden sein, die später durch Aneinanderlegen der Wände verschwinde. Die ventrale Querfurche denkt er sich durch sekundäre Einstülpung entstanden.

In seiner »Monographie der Süßwasserbryozoen« (1886) korrigiert KRAEPELIN alle früheren Autoren, indem er feststellt, daß das Ganglion auch in lateraler Ansicht nicht nierenförmig, sondern ellipsoidisch erscheint. Die ventrale Furche der Niere sei eine Hirnhöhle, die ja freilich NITSCHE schon bei Embryonen gesehen hatte. Die Hirnhöhle trennt einen analen, äußerst massigen, von einem ösophagealen, sehr dünnwandigen Hirnabschnitt. An einer Schnittserie beschreibt KRAEPELIN diese Höhle genauer als medianen geschlängelten Spalt mit einem im Centrum des Ganglions schräg dorsal-aboralwärts ziehendem Divertikel.

Anscheinend in Unkenntnis der Arbeit KRAEPELINS, läßt SAEFFTIGEN (1888) die ösophageale Wand des Ganglions von der Endothelschicht gebildet sein, trotzdem spricht er — begrifflich anfechtbar — von einer Ganglionhöhle.

Erst BRAEM gibt 1890 eine völlig klare Beschreibung des Ganglions. Er bezeichnet es ganz richtig als Blase mit äußerst dünner ösophagealer und verdickter analer Wand. Die Verdickung besteht aus einem von ihm sogenannten Basalstück und einem dasselbe umziehenden ringförmigen Wulst.

Was den histologischen Bau des Ganglions betrifft, so versteht es sich von selbst, daß hierauf erst durch die Schneidetechnik Licht fallen konnte. Wir finden denn auch erst bei NITSCHE eine kurze Bemerkung hierüber. Er läßt das Ganglion bestehen aus Kernen und einer feinkörnigen Masse, wobei erstere überwiegen sollen.

VERWORN (1887) glaubt Unterschiede in der Größe der Ganglienzellen zu bemerken.

KRAEPELIN stellt fest, daß die Ganglienzellen peripher liegen, während im Innern Nervenfaserstränge verlaufen.

Auch BRAEM spricht von einer Rindenschicht, aus Ganglienzellen bestehend, die feine Faserzüge im Innern umschließe. Ganz richtig erkennt er, daß im analen Wulst die Fasern konzentrisch verlaufen.

Wenn so Gestalt und Bau des Ganglions im wesentlichen klar gestellt sind, so gilt dies doch nicht für die peripheren Teile des Nervensystems, deren Erforschung naturgemäß sehr viel schwieriger ist. Drei Organsysteme: Tentakelkrone, Epistom und Darm, sind es vor allem, deren Innervierung die einzelnen Autoren zu entdecken sich bemühten, und für welche denn auch fast alle in verschiedener Weise, oft durch nicht immer glückliche Verquickung von Beobachtung und Phantasie, ein System von Nervenbahnen entwarfen.

Bezüglich der Innervierung der Tentakelkrone macht zuerst ALLMAN bestimmte Angaben. Nach seiner Beschreibung soll das Ganglion beiderseits einen ziemlich dicken Nervenstrang abgeben, der sofort in den Lophophorarm der betreffenden Seite hineinzieht und dort unter der oralen Wand des Armes bis zur Spitze verläuft, dann aber umbiegt, auf der Medianseite des Armes zurückkehrt, um (dieses allerdings nur vermutungsweise) sich am Ursprunge der Arme mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite zu vereinigen. Nur auf der Lateralseite soll dieser, das Hufeisen also völlig umziehende Nerv intertentakulär gelegene Zweige zur Versorgung der Tentakeln abgeben. Ehe die beiden Lophophornervenstränge, vom Ganglion ausgehend, die Lophophorarme erreichen, senden sie einen Ast nach der ventralen Seite (der hämalen nach der ALLMANschen Nomenklatur), welcher die Innervierung der dort gelegenen Tentakeln in entsprechender Weise übernimmt.

Von dieser Darstellung unterscheidet sich diejenige HYATTS insofern, als dieser Autor die dorsalen, nach seiner Nomenklatur brachialen Lophophornerven an der Spitze der Arme enden läßt. — Auch NITSCHE konnte von einem Umbiegen und Zurückkehren dieser Nerven nichts bemerken. Durch einen glücklichen Zufall gelingt ihm die Entdeckung, daß sie überhaupt keine eigentlichen Nerven sind, sondern zum Centralnervensystem gerechnet werden müssen, da sie dem Ganglion als mächtige hornartige Auswüchse aufsitzen, deren Bau sich in nichts von dem des Ganglions unterscheidet. Intertentakuläre Nerven sollen in regelmäßigen Abständen, aber nur nach der Lateralseite, von diesen Ganglionhörnern entspringen. Auf der Medianseite hat er diese Nerven auch gesehen, konnte aber ihren Ursprung nicht feststellen. Ventralwärts läßt er ganz richtig die beiden seitlichen Enden des Ganglions selbst sich in einen sehr feinen Nerven fortsetzen, von dem, ebenso wie von den Ganglienhörnern, intertentakuläre Nerven entspringen. Er bezeichnet diesen »oralen« Nerven, der dem von ALLMAN beobachteten hämalen entspricht, als Schlundring, den er zunächst auch für geschlossen hält. In einer späteren Arbeit hat er sich aber nicht wieder davon überzeugen

können. Die intertentakulären Nerven, von denen schon ALLMAN und HYATT vermuteten, daß sie die Tentakeln versorgen, läßt NITSCHE nach der sogenannten Kelchmembran ziehen und dort nach Spaltung in zwei bis vier Äste endigen.

VERWORN schließt sich, soweit es ihm gelang, die von NITSCHE geschilderten Details zu sehen, der Auffassung dieses Autors an.

Auch KRAEPELIN konnte bezüglich der Innervierung der Tentakelkrone nichts wesentlich Neues finden. Den Schlundring NITSCHES hält er für geschlossen. Als erster sieht er, daß, wie das Ganglion, so auch die Ganglionhörner hohl sind. Die intertentakulären Nerven enden nach seinen Beobachtungen nicht an der Kelchmembran, sondern setzen sich in die Tentakeln fort. In ihrem Verlauf sollen sie mindestens eine Ganglienzelle aufweisen. Die Abbildung, welche er zur Erläuterung dieser Behauptung gibt, ist aber derart, daß man unmöglich glauben kann, er habe die wirklichen Tentakelnerven gesehen.

Die bei weitem exakteste und ausführlichste Darstellung der Innervierung der Tentakelkrone verdanken wir SAEFFTIGEN. Das orale Nervenpaar hält er, wie NITSCHE und KRAEPELIN, für einen wahren Schlundring, der auch dann geschlossen sei, wenn ein Tentakel in die Medianebene fällt. Dorsalwärts vom Ganglion beschreibt er einen entsprechenden kleineren Nervenring, der seine Entstehung dem Umstande verdankt, daß die zur Versorgung der analen Tentakeln bestimmten Nerven die Epistomhöhle überbrücken müssen. Die einzelnen Tentakelnerven, von ihm als Radialnerven bezeichnet, sollen mit einer tripolaren Ganglienzelle entspringen, die zwei Fortsätze in die beiden vorhandenen Wurzeln und den dritten in den Radialnerven entsendet. Auf dem Wege zur Tentakelbasis schalten sich in diesen Radialnerven kleine Ganglienzellen ein, von denen Fasern direkt zur Kelchmembran ziehen sollen, um dort mit Sinneszellen zu endigen. Distal von diesen intertentakulären Ganglienzellen teilt sich jeder Radialnerv, so daß von dem intertentakulären Teilungspunkte aus zwei Nerven in die beiden nächststehenden Tentakeln hineinziehen. Dort gabeln sie sich wiederholt, lassen sich aber nicht über ein Zehntel der Tentakellänge verfolgen.

BRAEM konnte manche der von SAEFFTIGEN beschriebenen Einzelheiten nicht finden. Er hält es für zweifelhaft, ob der Schlundring geschlossen sei, bestätigt dagegen das Vorhandensein des dorsalen, vielleicht geschlossenen Nervenringes, ebenso die dichotome Teilung der Radialnerven an der Tentakelbasis und das Vorhandensein wenigstens einer Ganglienzelle am Ursprung und einer am Teilungspunkt der radialen Nerven. Für alle weiteren Einzelheiten überläßt er SAEFFTIGEN die Verantwortung.

Weit unsicherer noch als das Bild der Innervierung der Tentakelkrone bleibt das der übrigen Teile des peripheren Nervensystems. Was zunächst den Darm angeht, so behaupten schon DUMORTIER und VAN BENEDEN, daß vom aboralen Teil des Gehirns ein Nervenpaar zum Oesophagus ziehe. — Ihnen schließt sich ALLMAN an.

HYATT läßt ebenfalls zwei Nerven zum Oesophagus ziehen, glaubt aber, daß sie diesen umfassen und sich auf der ventralen Seite zu einem Ringe schließen. Dieser Ring ist nach seiner Meinung der wahre Schlundring.

Auch ALLMAN sah schon in den beiden Oesophagealnerven die eigentlichen Repräsentanten des Schlundrings. HYATT und ALLMAN stehen damit allein; denn alle übrigen, früheren oder späteren Beobachter bezeichnen das die ventralen Tentakeln versorgende Nervenpaar als Schlundring.

Nach HYATT sollen zwei weitere Nervenpaare Mittel- und Enddarm versorgen. — NITSCHE beobachtete überhaupt nichts von Darmnerven. — KRAEPELIN bestätigt die Angaben DUMORTIERS und VAN BENEDENS.

SAEFFTIGEN vermutet das Vorhandensein von sympathischen Nerven, konnte aber nur Andeutungen davon finden; BRAEM bestreitet wieder die Existenz ösophagealer Nerven, glaubt aber, daß Fasern zum Enddarm ziehen.

Noch schwankender erscheint die Innervierung des Epistoms. DUMORTIER und VAN BENEDEN lassen ein Nervenpaar dahin ziehen; nach ALLMAN sollen die ösophagealen Nerven auch diese Funktion übernehmen. — HYATT vermutet, daß ein von der gemeinschaftlichen Wurzel des brachialen und oralen Nerven jederseits entspringender Ast das Epistom versorge, NITSCHE dagegen, daß vom Ganglion ein feiner Nervenfaden ins Epistom eintrete. — Nach KRAEPELIN sind zwei derartige Nerven vorhanden. — SAEFFTIGEN und BRAEM bemerkten nichts von epistomalen Nerven.

Zum Schluß noch einige Worte über die Innervierung der Tentakelscheide und der Koloniewand. Erst HYATT läßt jederseits vom Ganglion, distal vom epistomalen Nerven, aus der gemeinschaftlichen Wurzel der brachialen und oralen Nerven einen Ast zur Endocyste abgehen, konnte ihn aber nicht weiter verfolgen. — VERWORN erwägt rein theoretisch die Möglichkeit eines kolonialen Nervensystems gerade bei *Cristatella*, hält es aber schließlich doch für überflüssig. — Als völlig sicher betont KRAEPELIN das gänzliche Fehlen von Nerven sowohl an der Tentakelscheide als an der Koloniewand. — Demgegenüber stehen die Beobachtungen SAEFFTIGENS, der aus der Aboralfläche des Ganglions nach der Ventralseite zwei Nerven entspringen sah, die im Dissepiment verlaufen und schließlich auf der Subösophagealseite an die Leibeswand gelangen, wo sie sich verbreiten. Dorsalwärts sollen mehr als zwei Nerven aus dem Ganglion austreten, die, im dorsalen Teil des Dissepiments verlaufend, sich gabeln und in einer Anzahl von Zweigen an die Körperwand treten. Auf der Tentakelscheide vermochte er weder diese noch die ventralen Nerven zu verfolgen. — Die dorsalen Nerven hat BRAEM wohl auch gesehen, läßt sie aber zum Enddarm ziehen. Über etwa vorhandene Körperwandnerven bemerkt er nichts.

Ob den ectoprocten Bryozoen Sinnesorgane zukommen, erscheint allen Autoren mehr oder weniger zweifelhaft ALLMAN spricht sie ihnen ab, wenn nicht etwa das Epistom sich als ein solches erweisen sollte. — NITSCHE bemerkte an den Tentakeln von *Alcyonella* steife Borsten, die er für Tastborsten hielt. — Auch VERWORN, KRAEPELIN und BRAEM haben diese Gebilde gesehen, nicht aber die Sinneszellen selbst, denen sie aufsitzen. — SAEFFTIGEN sagt nichts von Sinneszellen an den Tentakeln, wohl aber beschreibt er solche im Epithel der Kelchmembran.

Das ist im wesentlichen alles, was bis jetzt über das Nervensystem der Bryozoen bekannt wurde. Eine Fülle von zum Teil bewunderungswürdig feinen Beobachtungen liegt vor, und doch ist es schwer, aus der Gesamtheit der sich vielfach widersprechenden Angaben das richtige Bild herauszuschälen. Gerade die genaueste und ausführlichste Darstellung, welche SAEFFTIGEN gegeben hat, bleibt wegen des gänzlichen Fehlens von Abbildungen einigermaßen unsicher. Zudem wird sie von einem so zuverlässigen Beobachter wie BRAEM nur in wenigen Punkten bestätigt.

III. Technisches.

Unsere mangelhafte Kenntnis des Nervensystems der Bryozoen ist weniger auf Vernachlässigung dieses Gebietes als auf technische Schwierigkeiten zurückzuführen. Heben sich doch am ganzen gefärbten Tier nicht einmal die centralen Teile deutlich ab. Die Rekonstruktion von Schnittserien, wie sie vor allem KRAEPELIN, SAEFFTIGEN und BRAEM versuchten, verhalf zwar zu einer genaueren Kenntnis dieser Teile, scheiterte aber an der außerordentlichen Feinheit der peripheren Nerven. Es lag also auf der Hand, daß, wenn es mir überhaupt gelingen sollte, zu einer einigermaßen erschöpfenden Kenntnis des Nervensystems zu kommen, dies nur durch Anwendung neuer Methoden möglich sein konnte. Vor allem mußte ich daran denken, systematische Versuche mit den verschiedenen specifischen Nervenfärbungsmethoden anzustellen. Eine Reihe neuerer Autoren sind dem gleichen Gedanken gefolgt, kamen aber zu keinem Ergebnis. KRAEPELIN behauptet geradezu, daß das Nervensystem der Bryozoen durch specifische Färbungen nicht darstellbar sei; CALVET kam zu dem gleichen Ergebnis bei den marinen Ectoprocten, und selbst einem so gewiegten Techniker wie RETZIUS versagten alle bekannten Methoden bei Phylactolaemen. — Obgleich also die Aussichten nicht sonderlich verlockend schienen, probierte ich nacheinander die APATHYsche Nachvergoldung, die Silbermethoden von CAJAL und BIELSCHOWSKY und schließlich die EHRLICHsche Lebendfärbung mit Methylenblau.

Zunächst schien mir die CAJALsche Silberimprägnierung nach Acetonfixierung und nachheriger Reduktion mit Hydrochinon am aussichtsreichsten; bald aber erzielte ich mit der EHRLICHschen Methode so schöne Resultate, daß ich mich auf diese beschränkte. Vor allem auch deshalb, weil diese Methode, wenn sie gelingt, die einfachste und wenigst zeitraubende ist. Sie ermöglichte es mir, die gesamten vorliegenden Untersuchungen am Totalobjekt auszuführen.

Was die Fixierung betrifft, so geben die beiden bekannten Methoden, die mit Ammonpikrat wie die von BETHE in die Technik eingeführte mit Ammonmolybdat, erst bei Zusatz von etwas Osmiumsäure gute Resultate. Es ist zu beachten, daß man nicht zuviel Osmiumsäure zusetzt, da sonst zu starke Bräunung eintritt, welche die Totaluntersuchung erschwert. Bezüglich der Färbung ist folgendes zu bemerken. Es empfiehlt sich, stets mit frischer Methylenblaulösung zu arbeiten und für die Färbung recht lebenskräftige Kolonien mit möglichst großen Einzeltieren auszusuchen. Ich pflegte die Kolonien in

mit Aquarienwasser gefüllte Petrischalen zu bringen und dann erst Methylenblaupartikelchen zuzusetzen, bis das Wasser eine ziemlich kräftige blaue Farbe annahm. Je nach der Stärke der Lösung tritt die Färbung früher oder später ein; den richtigen Augenblick gilt es abzupassen und dann — bevor der Höhepunkt der Färbung erreicht ist — die Tiere zu betäuben, um die sonst unfehlbar eintretende Einziehung zu verhindern. Ich verwendete dazu stets Kokain, das ich in fester Form der Farblösung direkt zusetzte. Nach erfolgter Betäubung spült man kurz in Wasser ab, um dann bis zu 24 Stunden in einem der obigen Gemische zu fixieren. Da die Tiere in zu starker Methylenblaulösung bald absterben, anderseits aber eine starke Lösung wegen der schneller, oft schon nach $1/2$ Stunde erfolgenden Färbung bequemer ist, kann man sich so helfen, daß man die Kolonien, ehe die Tiere absterben, aus der starken in eine schwach blaue Lösung bringt. In dieser erholen sie sich rasch, und die Färbung tritt meist sehr schnell und schön ein. Auf diese Weise läßt sich die Innervierung der Tentakelkrone vollständig darstellen. Später als die Färbung der Nerven der Tentakelkrone erfolgt die der übrigen Teile des Nervensystems, und zwar meist so, daß sich zunächst die Längsstämme der Tentakelscheide und das dazwischenliegende Ganglienzellnetz, dann die Darmnerven und schließlich erst das Ganglienzellnetz der Koloniewand färben. Vor allem die Innervierung der Sohle, wo die dicke äußere Gallertzellenschicht das Eindringen der Lösung erschwert, ist nach dieser Methode kaum darstellbar. Ich versuchte daher Injektionen von Methylenblau in die Leibeshöhle. Ganz gleichgültig, ob die ziemlich starke Lösung mit gewöhnlichem Wasser oder mit physiologischer Kochsalzlösung hergestellt war, trat, ohne daß die Tiere durch das injizierte Methylenblau geschädigt zu sein schienen, sehr bald die Färbung des kolonialen Nervensystems ein. Wirkte auch noch Methylenblau von außen ein, so erhielt ich bisweilen ziemlich vollständige Darstellungen des gesamten Nervensystems. Um das Nervennetz des Darms recht deutlich zu bekommen, läßt man die Tiere vorteilhaft einen Tag hungern, da der Darm frisch gefangener Tiere meist strotzend gefüllt ist, und seine Undurchsichtigkeit die Beobachtung erschwert. Es bedarf dazu keiner besonderen Veranstaltungen, scheitert doch das Halten von Cristatellen in Aquarien bedauerlicherweise stets daran, daß die gefräßigen und mit einer kolossalen Verdauungsfähigkeit begabten Tiere nicht genügend Nahrung finden.

Ich glaube damit alles angeführt zu haben, was für die Methylenblaufärbung von Bedeutung ist. Eines möchte ich noch hinzufügen,

nämlich, daß oft trotz Erfüllung aller Vorbedingungen, die Färbung ausbleibt oder sich nur auf wenige Individuen beschränkt. Absolut gleichaussehende Tiere können unter denselben Bedingungen sich doch ganz verschieden schnell färben. Da außerdem die Entfärbung sehr bald, nachdem der Höhepunkt der Tinktion erreicht ist, eintritt, so wird es niemals gelingen, alle Tiere einer Kolonie gefärbt zu erhalten. Es empfiehlt sich deshalb, stets mit reichlichem Material zu arbeiten. Man wird dann aus der Gesamtheit der gefärbten Tiere das vollständige Bild leicht rekonstruieren können.

IV. Beschreibung des Nervensystems von Cristatella mucedo Cuv.

A. Centralnervensystem.

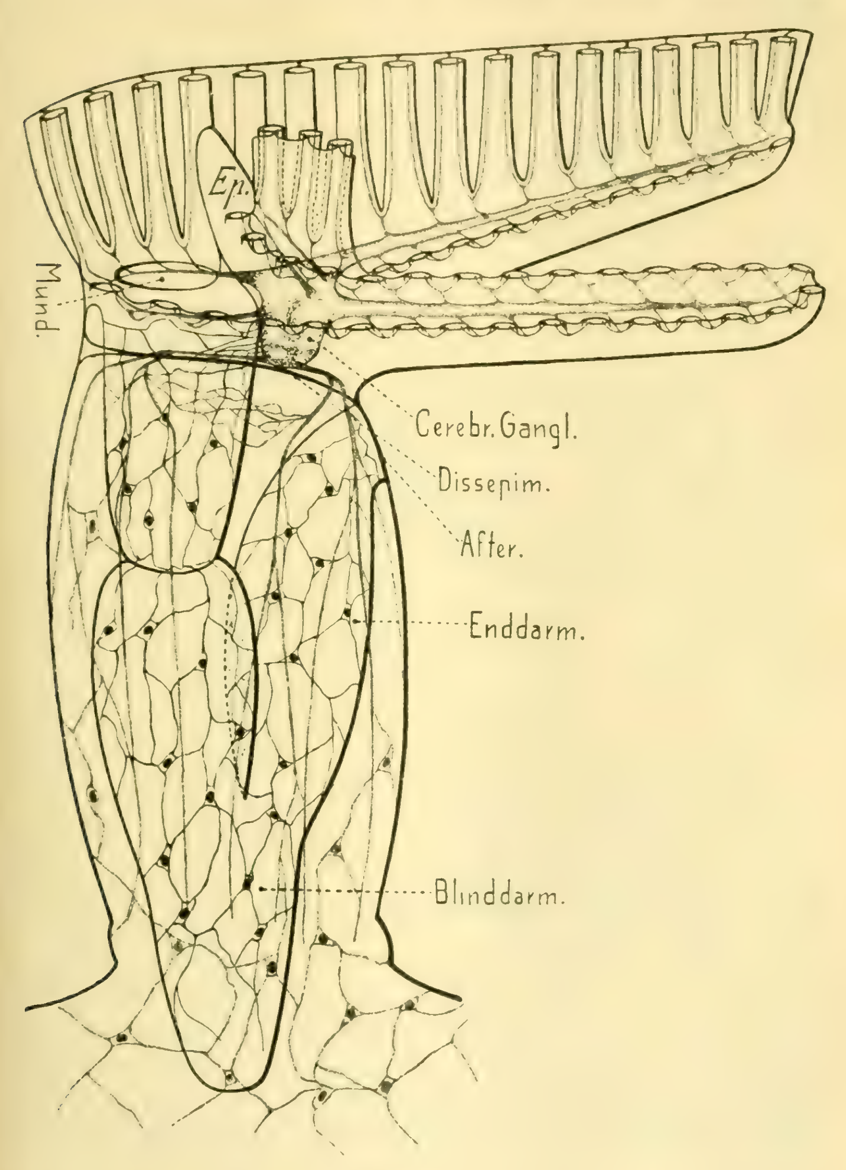
Im folgenden will ich versuchen, in systematischer Weise die Resultate meiner Untersuchung darzulegen.

Wie aus den vorhergehenden Abschnitten schon ersichtlich, besteht das Nervensystem aus einem supraösophagealen Ganglion, den durch Ausstülpung desselben entstandenen Ganglionhörnern, einer Reihe von Nervenstämmen und typischen Ganglienzellnetzen (Taf. XII, Fig. 1 und Textfig. 1).

Das Ganglion wurde von Kraepelin und Braem schon ziemlich genau beschrieben. Ich kann daher hier im wesentlichen nur die Ergebnisse dieser Forscher bestätigen. Es entsteht embryonal durch Invagination und liegt beim erwachsenen Tier als querovale Blase, dicht analwärts vom Ursprung des Epistoms, der Dorsalwand des Oesophagus an, befestigt durch das hier vom Oesophagus abgehobene und das Ganglion auf der Dorsalseite umschließende Endothel der Leibeshöhle. Der Hohlraum der Blase ist zum Teil reduziert infolge der mächtigen Entwicklung der dorsalen und basalen Wand, wo ein ringförmiger Wulst, gebildet von einer großen Zahl konzentrisch verlaufender Fibrillen, nach innen vorspringt (Textfig. 2, S. 318). Daher erscheint die Dorsalwand des Ganglions in der Seitenansicht nierenförmig. Zwischen der apicalen und basalen Hälfte des Wulstes läßt sich eine besondere Verdickung unterscheiden, das von Braem sogenannte Basalstück, welches vom Wulst ringförmig umschlossen wird (Taf. XIII, Fig. 11). Der dem Oesophagus anliegende Teil der Ganglionwand ist sehr dünn und wurde deshalb von den älteren Autoren übersehen. Sie mußten so naturgemäß dazu kommen, dem ganzen Ganglion eine nierenförmige Gestalt zuzuschreiben, die, wie bemerkt, nur der Dorsalwand zukommt.

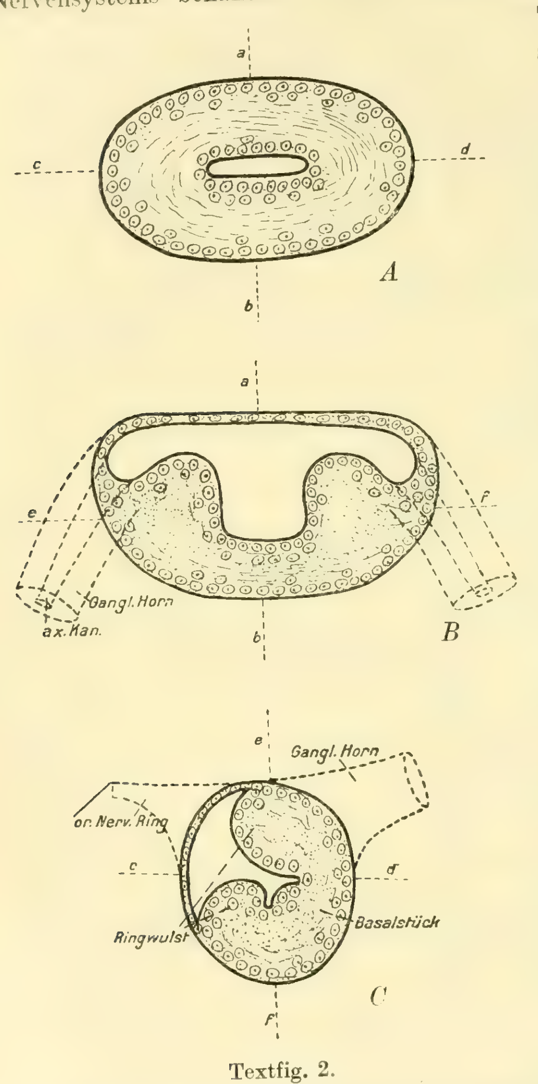
Der histologische Bau des Ganglions ist nur ungenügend bekannt.

Da ich mich in dieser Arbeit auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Totalpräparaten beschränken will und erst in einem weiteren Bei-



Textfig. 1.
Schematisches Bild eines Einzeltieres von *Cristatella*. Ansicht auf die linke Seite: Tentakeln größtenteils abgeschnitten gedacht. Die wichtigsten Nervenbahnen eingezeichnet, Radialnervenseitenäste weggelassen und Ganglienzellnetz der Tentakelscheide nur angedeutet. *Ep*, Epistom.

trage, zusammen mit der Histologie der übrigen Gewebe, auch die des Nervensystems behandeln möchte, kann ich hier nur die wenigen Tatsachen anführen, die sich am Totalpräparat ergeben haben. Die Ganglienzellen, welche, wie KRAEPELIN ausgeführt hat, und wie ich mich selbst an gelegentlich angefertigten Schnittserien überzeugen konnte, vor allem den äußeren Belag des Ganglions und die Auskleidung seiner Höhle bilden, sind alle von gleicher Größe, relativ klein, spindelförmig mit grossem ovalem Kern. Ob neben vorwiegend bipolaren Zellen auch uni- und multipolare vorkommen, war nicht zu entscheiden, da sich mit Methylenblau immer nur sehr wenige Ganglienzellen darstellen ließen (Taf. XIII, Fig. 11). Besser als diese färbten sich die Fibrillen, welche im Ringwulst circulär verlaufen, im übrigen aber, zu gröberen oder feineren Bündeln verflochten, sich plexusartig in der Wand der Ganglionblase verbreiten.



Textfig. 2.

Schnitte durch das Ganglion. *A*: Querschnitt in der Richtung der Linie *ef* auf Fig. *B* u. *C*; *B*: Horizontalschnitt in der Richtung der Linie *cd* auf Fig. *A* u. *C*; *C*: Medianer Sagittalschnitt in der Richtung der Linie *ab* auf Fig. *A* u. *B*.

Auf der Analseite sitzen dem Ganglion apicalwärts zwei mächtige Arme auf, die Ganglionhörner, (Taf. XII, Fig. 2), wie sie NITSCHE bereits treffend genannt hat. Sie entstehen embryonal als Auswüchse des

Ganglions und lassen im Innern einen Kanal erkennen, der mit der Hirnhöhle kommuniziert (Taf. XIII, Fig. 11 und Textfig. 2 S. 318 *ax.Kan.*). Demnach sind sie morphologisch zum Centralnervensystem zu rechnen. Vom Ganglion aus ziehen die Ganglionhörner zunächst schräg lateralwärts, biegen dann nach der Dorsalseite um und treten in die Lophophorarme ein, wo sie in der Medianebene des betreffenden Arms unter dem ectodermalen Epithel der Decke verlaufen. Gegen das Distalende der Arme zu werden sie allmählich dünner und enden schließlich ein Stück von der Spitze der Lophophorarme entfernt (Taf. XII, Fig. 1 u. 2.)

Der feine Kanal ist ziemlich weit in die Hörner hinein zu verfolgen. Von der apicalen Hälfte des Ringwulstes aus ziehen Bündel von Nervenfasern in die Ganglionhörner hinein. Ein axiales dickes Bündel verläuft regelmäßig basalwärts vom Centralkanal, plexusartig verflochten mit einigen weiteren Bündeln seitlich und apical vom Kanal. Diese Faserstränge durchziehen in wechselnder Anordnung die ganze Länge der Ganglionhörner (Taf. XII, Fig. 2, 3, 4; Taf. XIII, Fig. 7 u. 10). Verflochten mit ihnen sind feinere Bündel und Einzelfasern, die am Ursprung der Ganglionhörner in den schon erwähnten Faserplexus übergehen, der sich in der Wand des Ganglions verbreitet.

Ich muß an dieser Stelle bereits hervorheben, daß in allen Fällen, wo ich den Ausdruck Nervenfasern gebrauche, diese nicht ohne weiteres zu identifizieren sind mit den in den Zeichnungen dargestellten Elementen. Letztere sind ausschließlich Neurofibrillen. Nur diese vermochte ich, wie das im Wesen der Methylenblaufärbung begründet liegt, scharf zu erkennen.

Bezüglich der Ganglienzellen in den Ganglionhörnern ist zu bemerken, daß sie in der Basis der Hörner dicht gehäuft liegen (Taf. XII, Fig. 4), distalwärts dagegen stets zu Gruppen vereinigt sind, die sich hauptsächlich an den Wurzeln der später zu besprechenden Radialnerven finden (Taf. XII, Fig. 2 u. 4). Dazwischen sind allerdings weitere Ganglienzellen in geringerer Anzahl verteilt. Eine strenge Scheidung in Faser- und Zellschicht ist in den Ganglionhörnern nicht vorhanden. Die Ganglienzellen (Taf. XIII, Fig. 7 *G.Z.*) entsprechen in Größe und Form vollkommen denen des Ganglions. Sie sind wie diese spindelförmig und besitzen einen relativ großen Kern. Nur ganz minimale Größenunterschiede kann man an den durchweg bipolaren Zellen beobachten.

Für ziemlich sicher halte ich, daß die in die Zelle eintretende Fibrille sich zu einem den Kern umhüllenden Gitter aufsplittert, (Taf. XIII, Fig. 7 u. 10 *G.Z.*), doch scheint die Methylenblaumethode für eine voll-

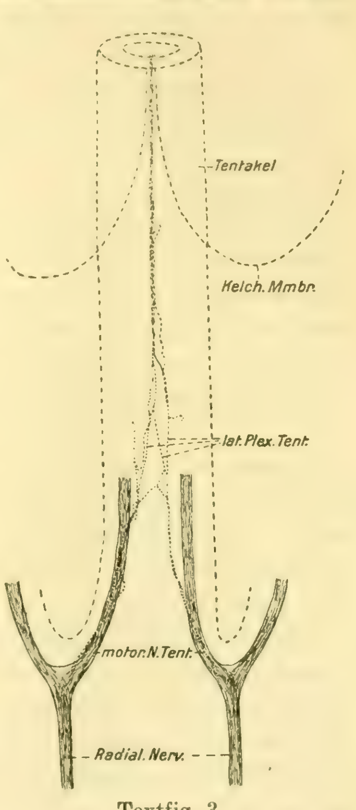
kommen klare Darstellung dieser Gebilde nicht geeignet zu sein. Fraglich ist auch, ob dieses Verhalten allgemein gültig ist. Nähere Angaben über den Fibrillenverlauf werden erst im Anschluß an die jetzt zu besprechenden Radialnerven vorzubringen sein.

B. Innervierung der Tentakeln.

Die von SAEFFTIGEN beschriebenen Radialnerven entspringen zum größten Teil von den Ganglionhörnern, zum Teil aber auch vom Ganglion, die letzteren unter Bildung eines dorsalen (= epistomalen) und eines ventralen (= oralen) Nervenringes (Taf. XII, Fig. 2). Sie dienen im wesentlichen zur Innervierung der Tentakeln. Ihres einfacheren Verlaufs wegen beginne ich mit den Radialnerven, welche von den Ganglionhörnern entspringen. Betrachtet man letztere von der Apikalseite, so bemerkt man zuweilen schon am ungefärbten Objekt seitliche Verdickungen der Hörner, und zwar immer dort, wo die Quersepten der Lophophorarme deren Leibeshöhlenraum einengen. An diesen Stellen, also intertentakulär, entspringen nun, meist lateral und medial fast genau sich entsprechend, nach beiden Seiten die Radialnerven. Daß die Radialnerven auf der Lateral- und Medianseite der Lophophorarme sich völlig entsprechen, ist natürlich nicht möglich, da wegen der größeren Tentakelzahl auf der Lateralseite auch die Zahl der Radialnerven auf dieser Seite überwiegt. Am Ursprung der Radialnerven liegen Gruppen bipolarer Ganglienzellen, von welchen Nervenfasern ausgehen, zu denen aber noch viele direkt aus den Hörnern tretende sich gesellen. Erst in einiger Entfernung von den Hörnern vereinigen sich die Fasern zu einem Radialnerv (Taf. XII, Fig. 2). In dieses Wurzelsystem sind oft einzelne Ganglienzellen hineingerückt. Nachdem sich die Wurzelfasern zum Radialnerv vereinigt haben, zieht dieser unter dem ectodermalen Epithel der Lophophorarmdecke lateralwärts, biegt am Armrand apicalwärts um und verläuft zunächst wie bisher intertentakulär zwischen die Basis zweier Tentakeln (Taf. XII, Fig. 1; Taf. XIII, Fig. 6). Dort gabelt er sich. Die beiden Äste treten in die beiden benachbarten Tentakeln und sind unter deren proximalem und distalem (in bezug auf den ganzen Lophorarm) Epithel bis zur Tentakelspitze zu verfolgen.

In jeden Tentakel ziehen also, wie SAEFFTIGEN bereits feststellte, zwei Nervenäste, die zwei benachbarten Radialnerven entstammen. Sie sind aber nicht die einzigen Nerven, welche in die Tentakeln eintreten. Schon an seiner Umbiegungsstelle gibt jeder Radialnerv beiderseits einen dünnen Seitennerv ab (Taf. XII, Fig. 3), und dieser Vorgang

wiederholt sich bis zur Gabelung des Radialnervs noch drei- oder viermal. Es vereinigen sich nun jeweils die proximalen Seitenzweige eines Radialnervs nacheinander mit den distalen des proximalen Nachbars, so daß schließlich ein lockerer Plexus von Fasern in den Tentakel eintritt, der zwischen den Radialnerven liegt, von denen sie entspringen. Im Tentakel verlaufen die Fasern auf der Medianseite, aber wie der proximale und distale Tentakelnerv unmittelbar unter dem Ectoderm. In Taf. XII, Fig. 3, habe ich den Modus, nach welchem dieser Nervenplexus durch Vereinigung von Seitenzweigen der Radialnerven entsteht, genau abgebildet. Man erkennt leicht, daß im einzelnen erhebliche Modifikationen vorkommen können. Auffällig ist die Feinheit der Seitenzweige, die bis auf den distalsten nur wenige Fibrillen enthalten.



Textfig. 3.
Lateraler (Äußerer) Nervenplexus der Tentakeln. Tentakel, Kelchmembran, Radialnerven und die motorischen Tentakelnerven schematisiert. Der auf der Innenseite verlaufende Tentakelplexus weggelassen.

Kurz vor der Gabelung des Radialnerven gibt dieser noch einen äußerst feinen Nerven nach beiden Seiten ab. Auch hier vereinigen sich die proximal abbiegenden Fasern des einen Radialnervs mit den distalwärts ziehenden des proximalen Nachbars, genau wie es für die mehr basal entspringenden Seitennerven schon beschrieben ist. Während letztere jedoch nach ihrer Vereinigung auf der Medianseite der Tentakeln verlaufen, biegen diese lateralwärts und ziehen auf der Außenseite unter der Ansatzlinie der Kelchmembran gegen die Tentakelspitze hin (Textfig. 3).

Insgesamt durchziehen also jeden Tentakel vier Systeme von Nervenfasern: ein proximaler und distaler Nervenstamm, ein lockerer Plexus auf der Medianseite und ein entsprechender, aber äußerst zarter Plexus auf der Lateralseite.

Weder in diese Nerven, noch in die sie erzeugenden Radialnerven sind Ganglienzellen eingeschaltet. Was von solchen vorkommt, be-

schränkt sich auf die schon erwähnten Zellen, die bisweilen aus den Ganglionhörnern in die Radialnervenwurzeln gerückt sind (Taf. XIII, Fig. 7 *c*). Die gegenteiligen Angaben von Kraepelin, Saefftigen und Braem kann ich also nicht bestätigen.

Der verschiedenartige Ursprung und Verlauf der Tentakelnerven legt es nahe, an eine Differenzierung in motorische und sensorische Nerven zu denken. Schon Saefftigen vermutete dergleichen, da er außer den Gabelästen des Radialnervs in jeden Tentakel ein Paar feiner Seitennerven ziehen sah.

In der Tat ist nun ein funktioneller Unterschied feststellbar, indem der proximale und der distale Nerv höchstwahrscheinlich die Tentakelmuskeln innervieren, während die Fasern des medianen Plexus in epithelialen Sinneszellen endigen (Taf. XIII, Fig. 6). An der Basis der Tentakeln stehen diese in Reihen gedrängt, aber nur auf der Medianseite oder etwas lateral, was ja verständlich ist, da sich auf der Außenseite die Kelchmembran ausspannt. Weiter distal am Tentakel liegen die Sinneszellen auch lateral und außen, jedoch in größeren Abständen.

Die Sinneszellen (Taf. XII, Fig. 5) sind stets zwischen die Epithelzellen eingeschaltet. Sie sind klein, spindelförmig, mit ovalem bis kugeligem Kern von relativ beträchtlicher Größe, gleichen also auffällig den Ganglienzellen des Centralnervensystems, von denen sie sich nur durch den Besitz einer langen, steifen Endborste unterscheiden, welche an die Stelle des zweiten Nervenfortsatzes der bipolaren Ganglienzellen tritt.

Bis gegen das Tentakelende findet man Sinneszellen. Braem vermutete am Tentakelende selbst ein besonderes Sinnesorgan, weil dort im Tentakel ein kleiner Hohlraum durch eine Querwand vom übrigen Tentakellumen abgetrennt wird und durch einen feinen Spalt mit der Außenwelt in Verbindung steht. Ich muß diese Frage offen lassen, da meine Präparate am Tentakelende nie eine Färbung von Sinneszellen zeigten.

Nur die Fasern des medianen Nervenplexus endigen mit den beschriebenen Sinneszellen. Die proximalen und distalen Nerven treten dagegen allem Anschein nach in Beziehung zu den Muskelzellen der Tentakeln. Bei meinen bis jetzt vergeblichen Bemühungen, motorische Nervenendigungen zu finden, färbten sich oft die Muskelzellen sehr schön mit Methylenblau. Dabei zeigte sich, daß letztere eine ganz charakteristische Form besitzen (Taf. XIII, Fig. 14 u. 15). Von dem in der Mitte liegenden Kern zieht sich die Zelle distalwärts (in bezug auf den einzelnen Tentakel) in einen schmal lappenförmigen Fortsatz aus, während

sich zwei längere, spitz endende Fortsätze nach der Tentakelbasis erstrecken. Dabei ist der distale Fortsatz einer Muskelzelle stets zwischen die beiden proximalen Fortsätze der distal folgenden Zelle eingekeilt. Die Muskulatur erscheint als einfache Fortsetzung der der Lophophorarme, da sie am Tentakelgrunde in letztere übergeht.

Ganz unklar blieb die Funktion der Nervenfasern an der äußeren Tentakelseite. Ich vermute, daß sie sensorisch sind, doch konnte ich vorerst keine Verbindung mit Sinneszellen nachweisen.

Da alle Nerven eines Tentakels aus dem Radialnerven hervorgehen, muß dieser sowohl motorische als sensorische Fasern enthalten. Mit dieser funktionellen Differenzierung ist jedoch eine histologische nicht verbunden.

Alle Fibrillen sind gleich dick und auch sonst in nichts verschieden. Wegen der großen Zahl der im Radialnerven vorhandenen Fibrillen ist es leider nicht möglich, eine einzelne in ihrer ganzen Länge zu verfolgen. Es läßt sich daher nicht sicher entscheiden, ob die Fibrillen völlig getrennt verlaufen, wie man theoretisch fordern müßte, oder ob sie durch Teilung und Anastomosen in Beziehung zueinander treten.

Am Ursprung des Radialnerven ziehen die Neurofibrillen durch die hier gehäuft stehenden bipolaren Ganglienzellen hindurch, um dann in der axialen Fasermasse des Ganglionhorns zu verschwinden (Taf. XIII, Fig. 7 *b*). Man beobachtet aber stets, daß ein Teil der Fibrillen diesem Verhalten nicht folgt, sondern unter Vermeidung der Ganglienzellen entweder gleich in die Axialbündel übergeht (Taf. XIII, Fig. 7 *a*), oder aber das Ganglionhorn durchquert und zu den gegenüberliegenden Radialnerven tritt (Taf. XIII, Fig. 10 *b*, *c*). Andre Fibrillen verlaufen längs dem Seitenrande des Ganglionhorns und stehen in Verbindung mit Fibrillen benachbarter Radialnerven (Taf. XIII, Fig. 10 *d*). So scheint für eine diffuse Ausbreitung jeder Erregung über die ganze Tentakelkrone gesorgt zu sein.

Nicht überall entspricht der Bau der Radialnerven der hier gegebenen Darstellung. Erhebliche Abweichungen kommen vor; sie beziehen sich aber stets nur auf den basalen Teil dieser Nerven, vor allem auf ihr Wurzelsystem. Vom Distalende der Ganglionhörner bis in die Nähe ihres Ursprungs aus dem Ganglion zeigen die Wurzelfasern der Radialnerven das gleiche Verhalten. Sie entspringen in unregelmäßiger Verteilung getrennt voneinander und treten nahe den Seitenrändern des Lophophorarms zur Bildung des Radialnervs zusammen (Taf. XII, Fig. 2 u. 3, Taf. XIII, Fig. 7 u. 10 *Wurz.Rad.N.*). An der Basis der Lophophorarme erscheint das Wurzelsystem der Radialnerven mehr

in die Länge gezogen. Immer deutlicher tritt die Tendenz hervor, die Wurzelfasern in zwei Hauptwurzeln zu vereinigen, die, in einigem Abstande voneinander entspringend, in spitzem Winkel zusammenlaufen, um einen Radialnerv zu bilden (Taf. XII, Fig. 2 u. 3). Ganz am Ursprung der Ganglionhörner tragen letztere seitliche lappenartige Vorsprünge, in welche die zur Versorgung der Radialnerven nötigen Ganglienzellen hineingerückt sind. Diese Vorsprünge bilden die gemeinsame Basis zweier nicht zusammen gehöriger Hauptwurzeln, also stets der distalen Wurzel eines Radialnervs und der proximalen des distal darauf folgenden (Taf. XII, Fig. 2 u. 4).

Am Ganglion selbst erreicht dieser Prozeß seinen Höhepunkt, indem die apicale Fläche des Ganglions lappenartig verbreitert und ausgezogen erscheint. Von den seitlichen Verbreiterungen gehen sekundäre Vorsprünge aus, die dann erst als gemeinsame Wurzelbasis dienen (Taf. XII, Fig. 2 u. 4).

Da zwischen den Vorsprüngen noch Querverbindungen auftreten, und zuweilen auch mehr als zwei Wurzeln zu einem Radialnerven sich vereinigen können, dabei aber alle diese Bildungen im einzelnen großen Variationen unterliegen, so gestalten sich die Verhältnisse recht kompliziert.

C. Nervenringe.

Sowohl der epistomale oder dorsale als auch der orale oder ventrale Nervenring (Taf. XII, Fig. 2) werden von Radialnerven gebildet. Was den epistomalen Ring betrifft, so steht er in enger Beziehung zu der eigentümlichen Bildungsweise der Tentakeln in der Lophophorarmbucht. Da sich dort das Epistom einschiebt, ist die Bildung der Tentakeln, welche stets von der Wand der Lophophorhöhle erfolgt, nur dadurch ermöglicht, daß von der Lophophorhöhle ein Kanal ausgeht, der das Epistom gabelförmig überbrückt. Die Wand dieses von Braem sogenannten Gabelkanales ist es, welche die fraglichen Tentakeln erzeugt.

Die Radialnerven, welche zur Versorgung dieser Tentakeln dienen, können daher nur im Anschluß an diesen Gabelkanal zu ihnen gelangen. In den beiden Innenwinkeln, welche die Ganglionhörner mit dem Ganglion bilden, trägt dessen apicale Fläche einen strangförmigen Auswuchs mit vielen Ganglienzellen (Taf. XII, Fig. 4 *epist.Nerv.Ring*). Die beiden Stränge folgen der Richtung des Gabelkanals, und zwar stellte Braem fest, daß sie sich unter dem Ectoderm des Mundrandes zwischen die inneren Epithelien der Epistomhöhle und des Gabel-

kanals einschieben. Entsprechend der Zahl der von letzterem ausgehenden Tentakeln geben beide Stränge zusammen ohne weitere Wurzelbildung insgesamt fünf (seltener sieben) oder sechs Radialnerven ab. Im ersteren Falle wird der mediane, dorsale Radialnerv von beiden Strängen gemeinschaftlich gebildet; so entsteht ein geschlossener Nervenring, wie er von SAEFFTIGEN und BRAEM bereits vermutet wurde (Taf. XII, Fig. 4). Aber auch im letzteren Falle wird ein geschlossener Ring erzeugt, wenn auch auf andre Weise. Dann stellen nämlich einige wenige, nach Abgabe des dritten Radialnervs auf jeder Seite noch übrig bleibende Fibrillen die Verbindung her (Taf. XII, Fig. 2). Natürlich wird der Ring auf etwas indirektem Wege schon durch die Bildung des sensorischen Nervenplexus im medianen Tentakel geschlossen.

Auf analoge Weise entsteht der orale Nervenring oder sogenannte Schlundring (Taf. XII, Fig. 2 u. 4 *or.Nerv.Ring*). Wie dort das Epistom, so zwingt hier der Schlund die Radialnerven zur Bildung eines Ringes. Der orale Nervenring setzt sich zusammen aus den Wurzeln der Radialnerven, die vom Ganglion aus ventralwärts ziehen müssen, um die den Mund umstellenden Tentakeln zu innervieren. In der Ansicht auf die Oralfläche scheinen die Wurzeln jederseits zu einem kompakten Strang verschmolzen zu sein (Taf. XII, Fig. 2 und 4). Die Seitenansicht (Taf. XII, Fig. 3; Taf. XIII, Fig. 12 *or.Nerv.Ring*) lehrt jedoch, daß hier die Bildung der Radialnerven, abgesehen von der ungemeinen Streckung ihres Wurzelsystems, durchaus nichts Besonderes bietet, sondern völlig dem Bilde entspricht, das schon oben von den Radialnerven an der Basis der Ganglionhörner gegeben wurde. Verfolgt man von diesen aus die sich ventral anschließenden, vom Ganglion selbst ausgehenden Radialnerven, deren Ursprung schon früher erörtert wurde, so sieht man, daß die nächsten noch einfach nach dem Seitenrande ziehen, die übrigen aber oralwärts umbiegen und sich, allerdings nur mit dem Wurzelteil, dem Mundrande anlegen, wo sie zwischen dessen Ectodermlage und der inneren Auskleidung des Ringkanales verlaufen. Da alle ventralwärts ziehenden Wurzeln denselben Weg einschlagen, so wird die Entstehung von Querverbindungen zwischen ihnen begünstigt; doch kommen auch Verschmelzungen vor. Niemals führen letztere aber zur Ausbildung eines einheitlichen Stranges. Die Radialnerven der einzelnen Wurzeln helfen nicht den Nervenring bilden, sondern biegen sofort nach der Oralfläche um. Nach der ventralen Medianlinie zu muß der orale Nervenring demgemäß immer zarter werden, bis schließlich

entweder die letzten Wurzeln beider Seiten zur Bildung eines gemeinschaftlichen, median stehenden Radialnerven zusammentreten (Taf. XII, Fig. 4), oder die letzten Wurzeln jeder Seite für sich einen Nerven bilden (Taf. XII, Fig. 2). Das erstere Verhalten entspricht einer paarigen Bildung der Tentakeln, während das letztere an das Vorhandensein eines unpaaren, median stehenden Tentakels gebunden ist. Es stimmt dies völlig mit den Verhältnissen am epistomalen Nervenring überein. Wie dort, so ist auch hier der Ring in beiden Fällen geschlossen, bei unpaarer Tentakelzahl allerdings nur durch wenige Fibrillen.

Die beiden Nervenringe zeigen somit eine weitgehende Übereinstimmung. Merkwürdig ist, daß gerade der größere orale Ring wegen der geringen Verschmelzung der Radialnervenwurzeln als der primitivere erscheint. Das erleichtert jedoch die Entscheidung der Frage, ob wir diesen Nervenring als Schlundring bezeichnen dürfen, wie das fast alle früheren Autoren taten. Der Bau des ventralen Ringes läßt keinen Zweifel an seiner Zusammensetzung aus typischen Radialnerven; mithin kann er erst mit der Ausbildung der Tentakelkrone entstanden sein. Dadurch wird eine Homologisierung mit dem Schlundring etwa der Anneliden, unmöglich.

Um kurz zusammenzufassen, was bis jetzt über die Nerven der Tentakelkrone dargelegt wurde, kann man sagen: daß zur Versorgung der den Mund und die Lophophorarme umsäumenden Tentakeln vom Ganglion und den Ganglionhörnern die sogenannten Radialnerven ausgehen, welche sich überall in der gleichen, gesetzmäßigen, im einzelnen allerdings variierenden Weise in motorische und sensorische Nerven verzweigen, wobei die vom Ganglion abgehenden Radialnerven zwei Nervenringe bilden, einen epistomalen (dorsalen) und einen oralen (ventralen).

D. Weitere Sinneszellen der Tentakelkrone.

Außer den schon beschriebenen Tentakelsinneszellen kann man in der Tentakelkrone, vor allem um den Schlund, an den Seitenwänden der Lophophorarme und schließlich in der sogenannten Kelchmembran zahlreiche weitere Sinneszellen unterscheiden, deren Innervierung ebenfalls durch Radialnerven geschieht. An der Stelle, wo diese nach der Oralfläche umbiegen, entsenden sie ein Bündel von Fasern, das, in den Lophophorarmen schräg basalwärts im Transversalseptum verlaufend (Taf. XIII, Fig. 12 u. 16, *sens.N.Loph.Arm*), am Schlund über den Ringkanal weg nach außen ziehend (Taf. XIII, Fig. 9), in jedem Falle

zum ectodermalen Epithel der Körperwand gelangt und sich dann in eine Anzahl feiner Nerven teilt.

Viele der letzteren biegen gleich oralwärts um und steigen in der Kelchmembran aufwärts, wo sie, meist nach vorhergehender Verästelung, mit im Ectoderm liegenden Sinneszellen endigen (Taf. XIII, Fig. 9 *Sinn.Z.Klch.Mmbr.*).

Die übrigen Nervenzweige verhalten sich verschieden am Schlund und in den Lophophorarmen. Am Schlund liegt gleich dort, wo das Nervenbündel die äußere Körperwand erreicht, eine Gruppe von drei bis sechs Sinneszellen, an welche der Rest der Fasern herantritt (Taf. XIII, Fig. 9 *Sinn.Z.MundR.*).

In den Lophophorarmen rücken diese Sinneszellen weiter auseinander. Nur am Ursprung der Arme liegt da, wo das Nervenbündel sich aufsplittert, noch eine einzelne Sinneszelle, distalwärts dagegen keine mehr, indem dort sämtliche Fasern erst ein Stück in der Seitenwand des Armes verlaufen, ehe sie mit Sinneszellen enden. Letztere sind daher in der Seitenwand der Lophophorarme ganz diffus zerstreut (Taf. XIII, Fig. 16 *lat.Sinn.Z.Loph.Arm*).

Während am Mundrand von den Sinneszellen nur ein Reizleitungsweg, nämlich der zum jeweiligen Radialnerv, auszugehen scheint, ist hier durch ein System feinster Verbindungsfasern zwischen den Fortsätzen aller Sinneszellen (Taf. XIII, Fig. 16 *Verb.Fas.*) für eine diffuse Ausbreitung der Erregung gesorgt. Möglicherweise fehlen solche verbindenden Nervenfasern jedoch auch am Mund nicht. Ob in der Lophophorbucht ebenfalls Sinneszellen vorhanden sind, die dann mit den Radialnerven des epistomalen Nervenrings zusammenhängen, konnte ich nicht beobachten.

Wenn die Anordnung der Sinneszellen auch keinerlei strenge Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt, so kann man im Verlauf der zugehörigen Nervenfasern doch gewisse Hauptrichtungen unterscheiden. Vor allem fällt auf, daß die feinen Nerven, welche nach Aufteilung des vom Radialnerven kommenden Bündels unter dem Ectoderm der Seitenwand hinziehen, im großen und ganzen nach dem distalen Ende der Lophophorarme gerichtet sind. Dadurch wird ermöglicht, daß einzelne besonders lange Fasern, welche nicht mit Sinneszellen enden, die Verbindung mit den vom distal folgenden Radialnerven kommenden Fasern herstellen. So entsteht in der Seitenwand der Arme ein parallel mit den Ganglionhörnern, aber sehr unregelmäßig verlaufender zarter, plexusartiger Nervenstrang (Taf. XIII, Fig. 12).

Die Sinneszellen der Kelchmembran, des Mundrandes und der

Lophophorarme besitzen einen mit den Tentakelsinneszellen fast völlig übereinstimmenden Bau. Nur in der Zahl und der Dicke der distalen Sinneshaare scheinen Unterschiede vorzukommen. Doch konnte ich mir darüber kein endgültiges Urteil bilden.

E. Innervierung des Epistoms.

Einfacher als die komplizierte Innervierung der Tentakelkrone gestaltet sich die der übrigen Körperteile, also vor allem des Epistoms, der Tentakelscheide, der Koloniewand und des Darms.

Im Anschluß an die Tentakelkrone betrachten wir zunächst die Innervierung des Epistoms (Taf. XIII, Fig. 11). Schon die älteren Autoren vermuteten im Epistom den Sitz besonderer Sinnesfunktionen. Es zeigt sich nun in der Tat, daß von der apicalen Fläche des Ganglions, vor allem vom ventralen Rande eine Anzahl feiner Nervenfasern ins Epistom eintritt und sich in der ganzen Fläche seiner ventralen Wand unter dem Ectoderm ausbreitet. Die einzelnen Fasern enden mit Sinneszellen, welche sich zwischen die ectodermalen Epithelzellen einschieben. Diese Sinneszellen (Taf. XIII, Fig. 11 *Sinn.Z.Epist.*) scheinen schlanker zu sein als die der Tentakelkrone, lassen aber sonst keine Unterschiede wahrnehmen. Distal tragen sie ein einzelnes Sinneshaar.

Die Innervierung der Epistommuskeln habe ich nicht beobachtet.

F. Innervierung der Tentakelscheide.

Die Nerven der Tentakelscheide sind, wenn wir von dem später zu betrachtenden Ganglienzellnetz absehen, alle auf zwei Paar mächtige Faserbündel zurückzuführen, die von der aboralen Fläche des Ganglions entspringen (Taf. XII, Fig. 1—4; Taf. XIII. Fig. 11, 12; Taf. XIV, Fig. 26 *dors.* u. *ventr.N.Tent.Sch.*). Von den beiden Seitenrändern der aboralen Fläche des Ganglions zieht je ein Nerv nach der dorsalen und der ventralen Körperregion. In der Wand des Ganglions ist durch entsprechend gerichtete Faserbündel nicht nur der dorsale Nerv jeder Seite mit dem entsprechenden ventralen verbunden, sondern durch quere Fasercommissuren wird auch eine breite Verbindung der beiden Nerven der einen Seite mit denen der andern Seite hergestellt (Taf. XII, Fig. 4). Alle diese Fasern verlaufen ganz oberflächlich in der Wand der Ganglionblase.

Verfolgen wir zuerst die beiden ventralen Nerven (*ventr.N.Tent.Sch.*). Sie ziehen zwischen den Wänden des Dissepiments, das den Ringkanal nach der Aboralseite abschließt, ventralwärts, gelangen aber, ehe si

die Ventralseite ganz erreichen, an die Körperwand und biegen dann aboralwärts um. Schon vorher spalten sie sich in zwei Äste, so daß unter dem ectodermalen Epithel der Tentakelscheide jederseits zwei Hauptstämme verlaufen. Aber auch diese gabeln sich sofort wieder und geben eine Anzahl feinerer Seitenzweige ab, welche die einzelnen Längsnerven untereinander verbinden oder dem Grunde der Tentakelscheide zustreben. — Ganz entsprechend verhalten sich die beiden dorsalen Nerven (Taf. XIII, Fig. 8). Sie verlaufen zunächst im dorsalen Teil des Dissepiments, erreichen dann noch lateral die Körperwand, gabeln sich wiederholt und geben Seitennerven ab ganz wie die Ventralnerven. Die Seitenzweige verbinden nicht nur die dorsalen Längsstämme untereinander, sondern auch mit den ventralen und erzeugen so einen weitmaschigen Plexus.

In der aboralen Hälfte der Tentakelscheide splittern sich die zunächst recht ansehnlichen ventralen wie dorsalen Längsstränge völlig auf. Keine einzige der Fasern konnte ich über die Tentakelscheide hinaus verfolgen.

Sowohl in den Verlauf der ventralen als der dorsalen Tentakelscheidenerven sind stets einige Ganglienzellen eingeschaltet (Taf. XII, Fig. 1 *G.Z.Tent.Sch.Nrv.*), die sich durch ihre Größe von denen des Centralnervensystems unterscheiden, dagegen denen des gleich zu besprechenden Ganglienzellnetzes recht ähnlich sehen. In Fig. 23, Taf. XIV, ist eine dieser Ganglienzellen gesondert dargestellt. Auffällig sind ihre breiten, viele Fibrillen enthaltenden Fortsätze, mit denen sie sich in den Verlauf der Nerven einschieben. Wie sich die Fibrillen im Protoplasma der Zelle verhalten, konnte ich nicht sicher erkennen.

Diese Ganglienzellen der Tentakelscheidenerven finden sich nur in der Nähe des Ursprungs dieser Nerven, nie jedoch im Dissepiment, sondern stets in der Wand der Tentakelscheide. Sie liegen wie die Nerven selbst unmittelbar unter dem ectodermalen Epithel. Man könnte geneigt sein, sie für die Erzeuger der Tentakelscheidenerven zu halten.

Der Verlauf der Nerven in der Tentakelscheide ist bei den einzelnen Individuen nicht konstant, sondern zeigt erhebliche Variationen. Schon im Dissepiment kommen kleine Abweichungen vor. Auch der Ursprung aus dem Ganglion ist nie ganz der gleiche; recht oft entspringen die Nerven mit gegabelter Wurzel.

Sowohl die ventralen als die dorsalen Nerven sind in ihrem Ursprungsteil breit, aber bandartig dünn, so daß sie im Querschnitt kaum

hervortreten. Weiter distal werden sie immer schmaler und zarter und führen in den Endverzweigungen und den feineren Seitennerven schließlich oft nur eine einzige Fibrille. In den Hauptlängsstämmen lassen sich dagegen, besonders im Anfangsteil, stets zahlreiche Fibrillen unterscheiden.

Unter den querverlaufenden Seitennerven treten vor allem diejenigen hervor, welche zur Innervierung eines Teiles der Retractoren der Tentakelscheide dienen. Im Dissepiment und mehr noch im vordersten Teil der Tentakelscheide verbinden diese Seitennerven die dorsalen mit den ventralen Hauptstämmen. Dort wo die Muskelfasern am Dissepiment und an der Tentakelscheide inserieren, breiten sich die Nerven plexusartig aus. Zarte Nervenfäserchen, die an die Muskeln herantreten, begleiten diese vielleicht, wahrscheinlich erfolgt die Innervierung aber schon an der Ansatzstelle der Retractoren (Taf. XII, Fig. 1 und Taf. XIII, Fig. 12 *Plex.Retr.*).

Alle Nerven der Tentakelscheide, welche auf die dorsalen und ventralen Hauptstämme zurückzuführen sind, liegen wie diese außerhalb der gut ausgebildeten Ringmuskellage, also unmittelbar unter dem Ectoderm. Innerhalb von der Muskellage verbreitet sich nun das schon mehrfach erwähnte Ganglienzellnetz (Taf. XIII, Fig. 13), welches durch nach außen ziehende und die Muskellage durchquerende Fortsätze mit den äußeren Nerven verbunden ist (Taf. XIV, Fig. 17).

Die Zellen dieses Netzes sind beträchtlich größer als die des Centralnervensystems. Äußerst selten besitzen sie nur zwei Fortsätze, meist drei bis fünf. Alle Fortsätze zeigen ein gleiches Verhalten. Sie werden bald nach Verlassen der Ganglienzelle sehr dünn und erreichen oft deren 20fache Länge (Taf. XIV, Fig. 18). Derartig riesige Fortsätze ziehen an der Tentakelscheide nur längs; die quergerichteten sind stets kürzer. Die meisten Fortsätze verbinden die Ganglienzellen untereinander. Es kann nicht der geringste Zweifel bestehen, daß es sich dabei nicht nur um Kontakt handelt. Der Fortsatz der einen Zelle geht ohne weiteres in den der benachbarten über. Daher ist es ganz unmöglich, festzustellen, wo der Fortsatz der einen Ganglienzelle aufhört und der der nächsten anfängt (Taf. XIII, Fig. 13 *a*, *b*, *c*).

Die Ganglienzellen sind relativ plasmareich. Der ovale bis längliche, selten nierenförmige Kern zeigt wabige Struktur. Dem Protoplasma sind fast stets mit Methylenblau sich stark färbende Schollen eingelagert. Vor allem liegen diese an der Basis der Fortsätze. Oft schien es mir, als umgebe den Kern ein Fibrillengitter, und dann lagen

die Schollen an den Kreuzungsstellen der Fibrillen. Doch gelang es mir nie, durch Methylenblaufärbung, welche dafür allerdings nicht so geeignet zu sein scheint wie andre Nervenfärbungsmethoden, derartige Gitter ganz deutlich darzustellen, weshalb ich ihre Existenz nur vermuten kann. Die vorhandenen Unterschiede im färberischen Verhalten verbieten, die Schollen als tigroide aufzufassen.

In den Fortsätzen sind Fibrillen nicht unterscheidbar. Allerdings übertrifft ihr Durchmesser auch nicht viel den einer einzelnen Fibrille. Man wird aber trotz des Fehlens deutlicher Fibrillen an der nervösen Natur der Zellen nicht zweifeln können. Wenn schon die oft kolossale Länge der Fortsätze (Taf. XIV, Fig. 18) für Bindegewebszellen merkwürdig wäre, so sind es jedoch besonders zwei Gründe, die mich bestimmen, an der nervösen Natur der Zellen festzuhalten: einmal die zahlreichen Anastomosen mit echten, fibrillenführenden Nerven und dann der Umstand, daß, wie später zu erörtern sein wird, an der Koloniewand, welcher eigentliche Nerven ganz fehlen, nur die Fortsätze dieser Zellen für die Reizleitung in Anspruch genommen werden können. Ob die Fortsätze dabei lediglich protoplasmatische Verbindungen darstellen, wie es in der Tat der Fall zu sein scheint, oder ob schon Fibrillen in ihnen differenziert sind, scheint gleichgültig, denn dadurch dürften doch wohl nur quantitative Unterschiede in der Reizleitungsfähigkeit bedingt sein.

Die geschilderten Ganglienzellen stehen bei jungen und alten Individuen gleich dicht. Schon daraus ergibt sich die Notwendigkeit einer Vermehrung der Zellen. Daß diese durch Teilung der vorhandenen Zellen erfolgen muß, scheint selbstverständlich. Ich konnte nun zwar die Teilung selbst nicht beobachten, aber Stadien wie in Fig. 19—22, Taf. XIV, die bei der Fixierung zufällig festgehalten wurden, bestätigen wohl zur Genüge meine Vermutung. An späterer Stelle werde ich darauf noch zurückkommen müssen.

Da an der Tentakelscheide nur wenige, ungenügend beobachtete Sinneszellen vorhanden sind, liegt es nahe, sowohl für ihr Ganglienzellnetz als auch für die Nervenstränge motorische Funktion anzunehnehmen.

Um das zu entscheiden, versuchte ich, auch die Muskelzellen der Tentakelscheide mit Methylenblau darzustellen, und gelangte dabei zu recht merkwürdigen Resultaten.

Nach NITSCHES Angaben, denen sich KRAEPELIN und BRAEM anschließen, besteht die Muskulatur der Tentakelscheide nur aus einer schwach ausgebildeten Längsfaserlage. An meinen Präpara-

ten zeigte sich dagegen, daß in der Hauptsache eine Ringmuskelschicht entwickelt ist. Die Zahl der längsgerichteten Muskelfasern ist verschwindend gering. Die einzelnen Muskelzellen sind bandförmig und besitzen in der Mitte den ovalen Kern, welcher stets aus der die contractilen Fibrillen enthaltenden Lage herausgerückt erscheint und der Zelle oft seitlich anliegt. Die Fibrillen sind zum Unterschied von denen der Nerven nur als Punktreihen erkennbar (Taf. XIV, Fig. 25).

Während des individuellen Wachstums wird die Zahl der Muskelzellen durch Teilung andauernd vermehrt. Die neugebildeten Zellen behalten meist die quere Richtung bei, zuweilen jedoch stellen sie sich mehr oder weniger schräg. Nur ganz selten gehen sie in die Längslage über, vielleicht ausschließlich dann, wenn schon der eine Fortsatz der Mutterzelle zu dieser eine Winkelstellung eingenommen hat.

Während diese Verhältnisse sich schon an gewöhnlichen gefärbten Präparaten erkennen lassen, zeigt sich bei der Lebendfärbung mit Methylenblau, daß die einzelnen Muskelzellen durch zarte Protoplasmabrücken verbunden sind (Taf. XIV, Fig. 25 *Plasmodesm.*).

Unmittelbar nach vollzogener Teilung, also wenn die Muskelzellen noch eng nebeneinander liegen, sind ihre Verbindungen breit und kräftig. Je weiter die Zellen auseinander rücken, um so feiner erscheinen die Fortsätze, und um so mehr verästeln sie sich.

Es liegt auf der Hand, daß durch diese feinfädigen Plasmodesmen der Muskelzellen das Auffinden motorischer Nervenendigungen ungemein erschwert wird. Ich glaube aber doch feststellen zu können, daß die Innervierung der Tentakelscheidemuskulatur sowohl durch die außen darüber wegziehenden Nerven als durch das nach innen sich anschließende Ganglienzellnetz erfolgt. Die Endigungen selbst zu beobachten, gelingt deshalb nur selten, weil die Nervenfasern und Ganglienzellfortsätze nach innen, bzw. außen biegen müssen, um an die Muskelfasern herantreten zu können. Um jede Täuschung auszuschließen, hat man auch noch in Betracht zu ziehen, daß die vermeintliche Endigung noch gar nicht das letzte Ende der Faser darzustellen braucht, sondern durch unvollständige Färbung vorgetäuscht sein kann.

Es ist aber bei gründlicher Beobachtung nicht unmöglich, Irrtümer zu vermeiden. Man erkennt bald, daß da, wo eine wirkliche Endigung vorliegt, in die Muskelzelle fast regelmäßig mit Methylenblau dunkel gefärbte Schollen eingelagert sind, und daß die zutretende Nervenfaser sich etwas verbreitert. Ihr distales Ende erscheint dann als ein Fortsatz der Muskelzelle und ist von deren Plasmodesmen nicht zu

unterscheiden, wenn man nicht den ganzen Verlauf bis zur Ganglienzelle oder einem der äußeren Nerven verfolgen kann (Taf. XIV, Fig. 25 *a*, *b*, *c*).

Als besondere Eigentümlichkeit möchte ich hervorheben, daß nicht nur ein und derselbe Nervenfortsatz eine Reihe von Muskelzellen versorgen, sondern umgekehrt auch jede Muskelzelle mit verschiedenen Nerven sich verbinden kann.

Ich werde später auf diese Verhältnisse zurückkommen müssen, da sie wichtige theoretische Folgerungen zulassen.

G. Das koloniale Nervensystem.

Wie aus dem historischen Überblick hervorgeht, haben schon etliche Forscher aus theoretischen Gründen die Möglichkeit eines kolonialen Nervensystems gerade bei *Cristatella* erwogen. Sie sind aber alle zu einem ablehnenden Urteil gelangt, wie ja auch die Fritz Müllersche Entdeckung eines Kolonialnervensystems bei marinen Bryozoen sich sehr bald als irrig herausstellte.

Am schärfsten verneint Kraepelin das Vorhandensein eines kolonialen Nervensystems bei *Cristatella*. Die Tatsache, auf welche er sich stützt, nämlich das Fehlen von Tentakelscheidenerven, im Anschluß an welche er die der Koloniewand sich nur denken konnte, ist jedoch nun widerlegt. Auch spricht rein theoretisch alles dafür, daß das mächtig entwickelte Muskelsystem der Koloniewand, welches die kriechende Bewegung vermittelt, innerviert sein muß.

Da die zwischen Ectoderm- und Ringmuskellage verlaufenden Nerven der Tentakelscheide sich schon auf letzterer vollständig aufsplittern, ist es wenig wahrscheinlich, daß sie sich auf die Koloniewand fortsetzen. Ich habe denn auch niemals unmittelbar unter dem Ectoderm der Koloniewand Nerven beobachtet. Dagegen ließ sich bei der Methylenblaufärbung sehr schön zeigen, daß sich das in der Tentakelscheide beobachtete Ganglienzellnetz auch in der Koloniewand verbreitet (Taf. XII, Fig. 1).

Die Ganglienzellen der Koloniewand entsprechen nach Bau und Verteilung vollkommen denen der Tentakelscheide. Auch gehen am Grunde der Scheide die Fortsätze dieser Zellen ohne weiteres ineinander über.

Das Ganglienzellnetz erstreckt sich über alle Teile der Koloniewand und zeigt nirgends besondere Eigentümlichkeiten, auch nicht in der Sohle, wo es sich allerdings nur selten und unvollkommen färbt,

weil die vacuolisierte, dicke Ectodermschicht und eine mächtige Muskellage das Eindringen des Farbstoffes erschweren.

Da Sinneszellen der Koloniewand ganz fehlen, so kann die Funktion des Ganglienzellnetzes lediglich eine motorische sein.

Die Muskelzellen, die sich durch ihre bedeutende Größe, den oft strahligen Bau, vor allem aber durch ihre Zahl und ihre Anordnung in Längs- und Querfaserschicht von denen der Tentakelscheide unterscheiden, sind wie die letzteren durch Plasmodesmen verbunden und lassen deshalb nur selten die motorische Innervierung erkennen, bezüglich deren sie sich auch wie jene verhalten.

H. Das sympathische Nervensystem.

Die Methylenblaufärbung zeigt, daß der ganze Darm in relativ einfacher Weise versorgt wird. Von der aboralen Fläche des Ganglions tritt eine große Zahl recht feiner Nerven aus, welche dorsal und dorsolateral am Oesophagus herabziehen. Viele Fasern biegen jedoch zunächst nach der Ventralseite und scheinen mit dem oralen Nervenring zu anastomosieren. Auch Beziehungen zu den ventralen Tentakelscheidenerven sind nicht von der Hand zu weisen, wenn auch die allermeisten Fasern deutlich darunter wegziehen. Schließlich begleiten aber diese Nerven lateral und ventral ebenfalls den Vorderdarm (Taf. XIV, Fig. 26, *oesoph.Plex.*).

Durch abwechselndes Zusammenlegen und Wiedertrennung der Nerven entsteht ein weitmaschiges Netz. Einzelne Plexusnerven sind noch am Cardiateil des Magens deutlich zu unterscheiden. Am Übergange vom Oesophagus zum Magen verengern sich die Maschen des Nervennetzes, so daß eine Art Nervenring gebildet wird.

Weiterhin gehen die Fasern des Plexus in ein Ganglienzellnetz über, das alle Teile des Darmes überzieht. Am Oesophagus schalten sich die Ganglienzellen in die Maschen des Nervennetzes ein. Auf dem Pylorusabschnitt des Magens ist das Ganglienzellnetz ebenso ausgeprägt wie auf dem Cardiateil. Am äußersten Grunde des Blindsacks konnte ich es nicht darstellen. Zweifellos ist es aber auch hier entwickelt, nur verhindert die hier kolossal ausgebildete Ringmuskulatur des Darmes ein Ausfärben des darunter liegenden Ganglienzellnetzes.

Auf dem Rectum läßt sich das Ganglienzellnetz besonders schön und vollständig darstellen. Am After kommt es gleichfalls zur Bildung eines Nervenringes, und die Ganglienzellfortsätze stehen hier in Verbindung mit Fasern der dorsalen Tentakelscheidenerven (Taf. XIV, Fig. 26 *c*).

Die Funktion dieses sympathischen Nervensystems scheint rein motorisch zu sein. Für den histologischen Bau der Muskellage, die hier nur aus Ringfasern besteht, und die Art der motorischen Endigungen gilt wieder genau das, was weiter oben für die Tentakelscheide ausgeführt wurde.

Die aus dem Ganglion entspringenden Darmnerven und das Ganglienzellnetz sind nicht durch die Ringmuskelschicht getrennt, sondern liegen beide unmittelbar dem Epithel des Darmes auf. Außer der Darmmuskulatur wird von den Darmnerven auch ein Teil der Retractoren versorgt, und zwar scheint es, daß ausschließlich Plexusfasern an diese Muskeln herantreten. Vielleicht lassen sich erstere nur aus diesem Grunde nicht über die letzten Cardiaflexoren hinaus auf dem Darme verfolgen.

V. Theoretisches.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich an einigen Stellen schon gewisse Eigentümlichkeiten im morphologischen Bilde hervorgehoben, auf deren theoretische Deutung ich jetzt näher eingehen möchte.

Es handelt sich vor allem um die Zellen der peripheren Ganglienzellnetze. Sie unterscheiden sich, wie schon gezeigt wurde, durch ihre Größe, die Vielzahl ihrer Fortsätze und den im Verhältnis zum Plasma kleineren Kern beträchtlich von denen des Centralnervensystems.

Auch schon die Lage der Ganglienzellnetze ist merkwürdig. Während die vom Ganglion stammenden Nerven stets unmittelbar unter dem ectodermalen Epithel verlaufen, sind die Ganglienzellnetze von diesem vollständig unabhängig. Dagegen erweisen sie sich in eigentümlicher Weise abhängig von der Muskulatur. Sowohl am Darm als an der Tentakelscheide werden sie durch die Ringmuskellage von außen umschlossen. — Es fragt sich, ob die Beziehungen zwischen beiden Geweben nicht noch intimere sind. Ihrer Entstehung nach müssen wir die zartfädigen Verbindungen zwischen den Muskelzellen als Plasmodesmen auffassen. Genau dasselbe gilt aber für die Fortsätze der Ganglienzellen; denn auch diese entstehen wahrscheinlich nur dadurch, daß sich nach vollzogener Teilung (Taf. XIV, Fig. 19—22) die auseinanderrückenden Zellen nicht vollständig trennen, sondern durch zarte Protoplasmastränge verbunden bleiben.

Ganz entsprechende Fortsätze wie diejenigen, durch welche die Muskelzellen und ebenso die Ganglienzellen untereinander anastomosieren, stellen die Verbindung zwischen Ganglien- und Muskelzellen,

d. h. also die motorische Innervierung her. Je nach Betrachtung ihrer Enden, kann man sie für Fortsätze der einen oder der andern halten. Meist innerviert ein Fortsatz mehrere Muskelzellen, oft schickt jedoch auch jede Muskelzelle Fortsätze zu verschiedenen Ganglienzellen, so daß das Gesamtbild etwas kompliziert wird. Nichts spricht für einen bloßen Kontakt oder eine sekundäre Verschmelzung von Ganglienzellfortsätzen mit Muskelzellen, vieles dagegen für die Plasmodesmennatur auch dieser Verbindungen. Ganglien- und Muskelzellen wären somit embryonal auf gemeinsame Mutterzellen zurückzuführen.

Es ist zweilfellos von Interesse, daß ich gelegentlich an schon entwickelten, wenn auch jungen Tieren einiges beobachten konnte, das sich für diese Auffassung verwerten läßt.

Ich fand nämlich hier und da Ganglienzellen, die schon deutlich entwickelte Fortsätze besaßen, aber noch durch breite, lappenartige äußerst dünne Protoplasmastränge mit Muskelzellen anastomosierten (Taf. XIV, Fig. 24 *a*, *b*, *c*).

Diesen Dingen habe ich leider erst Beachtung geschenkt, als sich kein lebendes Material mehr beschaffen ließ, war also nicht imstande, mir ein abschließendes Urteil zu bilden. Vorläufig sind daher meine Schlüsse, so berechtigt sie mir scheinen, noch einigermaßen hypothetisch. Ein strikter Beweis wird nur durch embryologische Untersuchungen zu führen sein. Sollten diese gelingen, was noch keineswegs ausgemacht ist, so wäre damit erwiesen, daß das Nervensystem dieser Tiere nicht einheitlichen Ursprungs ist; denn das Ganglion mit den ausstrahlenden Nerven ist ectodermaler, die Ganglienzellnetze dagegen wären mesodermaler Herkunft. Verbindungen zwischen beiden Teilen des Nervensystems sind aber, wie früher schon erwähnt, vorhanden (Taf. XIV, Fig. 17) und diese würden dann wohl als sekundär zu bezeichnen sein.

Für das Verständnis der Funktion des Gesamtnervensystems ergeben sich erhebliche Schwierigkeiten aus der Tatsache, daß man nirgendwo abgegrenzte Neuronen erkennen kann. Vollständig ausgefärbte Methylenblaupräparate erlauben keinen Zweifel an der Kontinuität aller Ganglienzellfortsätze sowohl im Centrum wie peripher.

Ohne behaupten zu wollen, daß man bei genauerer Forschung für alle Tiere zu einem entsprechenden Resultat kommen muß, insbesondere ohne an den glänzenden Ergebnissen der Neuronenforschung bei Wirbeltieren rütteln zu wollen, kann man doch nicht verkennen, daß ebenso wie schon zahlreiche Befunde Apathys und Bethes, so

auch die vorliegenden mit den Anforderungen der Neuronenlehre unvereinbar sind und deren Allgemeingültigkeit mithin in Zweifel stellen.

Zwar wird behauptet, daß diese Theorie die physiologischen Erscheinungen im Nervensystem bis zu einem gewissen Grade verständlich mache. Das kann aber natürlich kein Grund sein, das morphologische Bild für falsch zu erklären, nur um die Theorie zu retten.

Da auch bei ganz diffuser Leitung, d. h. bei Kontinuität aller Ganglienzellfortsätze, ein specifischer Effekt durch Unterschiede in der Reizschwelle ermöglicht sein kann, indem nämlich die reizbaren Muskelfasern in den verschiedenen Körperbezirken erst bei ganz bestimmter und für die einzelnen verschiedener Reizstärke reagieren, fragt es sich auch, ob die nervösen Verrichtungen der *Cristatella* überhaupt so kompliziert sind, daß man sie nicht dadurch allein schon zu erklären vermöchte.

VI. Vergleichend-anatomische Bemerkungen.

Mit Rücksicht auf die große Bedeutung, welche dem Nervensystem bei der Beurteilung der Stammesverwandtschaft der Tiere stets eingeräumt werden muß, wäre es angebracht, auf Grund der jetzt erreichten Kenntnis des Nervensystems der phylactolämen Bryozoen einen Vergleich mit den übrigen Vertretern der Oligomeren zu versuchen. Dem steht jedoch das Hindernis im Wege, daß unser Wissen über das Nervensystem dieser Tiere noch am wenigsten als abgeschlossen gelten kann.

Vor allem gilt dies für die gymnolämen Bryozoen, deren peripheres Nervensystem fast ganz unbekannt ist. Das Ganglion stimmt zwar nach Entstehung, Lage, Gestalt und Struktur, soweit letztere erforscht, mit dem der phylactolämen überein. Ein geschlossener Schlundring wurde von KRAEPELIN für *Palludicella* beschrieben. CALVET (1900) behauptet jedoch für andre Formen, daß die den Schlund umfassenden Nerven die Medianlinie nicht erreichen. Trotz dieser Unsicherheit besteht wohl kein Zweifel, daß der sogenannte Schlundring der Gymnolämen dem oralen Nervenring der *Cristatella* homolog sein muß. KRAEPELIN möchte ihn mit den Ganglionhörnern der Phylactolämen vergleichen, doch scheint mir dies völlig unbegründet.

Während die nahe Verwandtschaft von Gymnolämen und Phylactolämen nur selten angefochten wurde, hat man schon lange versucht, die Entoprokten von den Ectoprocten zu trennen.

Das Ganglion der Entoprocten muß nach der auf ontogenetischen Untersuchungen basierenden Auffassung von BARROIS (1886) und

Harmer (1887) als Unterschlundganglion bezeichnet werden. An der Entoproctenlarve stellt die kurze Mund-Afterlinie die Ventrallinie dar. Bei der Metamorphose bleibt der Larvendarm erhalten und vollführt eine höchst eigentümliche Umrollung um die Querachse, so daß auch am erwachsenen Tier die kurze Mund-Afterlinie ventral bleibt. Das dort zwischen Mund und After entstehende Ganglion ist demnach subösophageal.

Das Ganglion der *Cristatella* habe ich ohne weiteres als Oberschlundganglion aufgefaßt. Ob das richtig ist, müßte die Ontogenie lehren. Die versagt aber völlig, da die Larve über das rudimentäre Stadium einer Cöloblastula nicht hinauskommt, an deren Wand das Primärzoöcium bereits nach dem Schema der Knospenbildung entsteht. Auch bei den Gymnolämen läßt uns die Entwicklungsgeschichte im Stich, weil bei der Metamorphose der zum Teil gut ausgebildeten freischwimmenden Larven stets Histolyse des Larvendarms eintritt.

Man kann also bei keiner ectoprocten Bryozoe entscheiden, ob das Ganglion supra- oder subösophageal liegt.

Die große Übereinstimmung der Larven der Ecto- und Entoprocten könnte dazu verführen, für die Ectoprocten dieselbe Orientierung anzunehmen wie für die Entoprocten. Das stößt jedoch auf unüberwindliche Schwierigkeiten wegen der nicht gut wegzuleugnenden engen Beziehungen zwischen phylactolämen Bryozoen und Phoroniden, bei welch letzteren sich das Ganglion einwandfrei als Oberschlundganglion erwiesen hat. Es wäre schwer verständlich, wenn bei diesen nahe verwandten Gruppen das Ganglion einmal ventral, das andre Mal dorsal vom Vorderdarm liegen würde, um so mehr, als man dasselbe ja auch für das Epistom annehmen müßte. Letzteres ist deshalb schon nicht möglich, weil überall, wo bei den Oligomeren eine dem Epistom entsprechende Bildung sich nachweisen läßt (Phoroniden, Pterobranchier, Enteropneusten und Brachiopoden), diese, entsprechend ihrer wahrscheinlichen morphologischen Bedeutung als Prostomium, dorsal vom Munde liegt.

Fassen wir aber das Ganglion der Phylactolämen als supraösophageal auf, so fällt jede Vergleichsmöglichkeit mit dem der Entoprocten weg.

Das Nervensystem der Phoroniden ist noch ungenügend bekannt. Seine völlig epitheliale Lagerung läßt es erheblich primitiver erscheinen als das der Bryozoen. Das Ganglion bildet lediglich eine Verdickung des ectodermalen Epithels. Wie die Bryozoen besitzt auch *Phoronis* einen oralen Nervenring. Abgesehen davon wurde nur noch ein in

der Regel asymmetrischer Längsnerv beschrieben, der meist auf der linken Seite im Körperwandepithel nach hinten zieht. Ihn mit einem der Tentakelscheidenerven der *Cristatella* zu vergleichen, erscheint schon wegen der Asymmetrie, vor allem aber deshalb unmöglich, weil dieser Nerv nach CALDWELLS allerdings nicht unbestrittenen Angaben zum Typus der Neurochorde gehören soll.

Besser bekannt als das Nervensystem der Phoroniden ist das der Pterobranchier und Enteropneusten. Wie die ectoprocten Bryozoen und Phoroniden besitzen diese Tiere ein dorsales Ganglion im ersten Segment, als welches wir das Halscölom der Pterobranchier, die Kragenhöhle der Enteropneusten, sowie die Lophophorhöhle der Bryozoen und Phoroniden ansehen müssen, wenn wir Kopfschild, Eichel und Epistom als Prostomium auffassen. Das Ganglion wie das gesamte periphere Nervensystem der Pterobranchier liegt epithelial. Bei Enteropneusten ist wenigstens das Ganglion, welches man hier als Kragenmark bezeichnet, vom Epithel abgelöst und ins Kragencölom eingesenkt. Wahrscheinlich entsteht es durch Invagination, wofür die oft ausgeprägte Hirnhöhle spricht. Der Wert dieser Übereinstimmung mit den Bryozoen wird aber herabgedrückt durch die bei den Enteropneusten ausgebildeten Neurochorde, welche den Bryozoen stets fehlen.

Den dorsalen und ventralen Tentakelscheidenerven der *Cristatella* entsprechende Nerven besitzen sowohl die Pterobranchier als auch die Enteropneusten. Bei beiden ist aber der dorsale Nerv unpaar. Bei Pterobranchiern läßt sich neben diesem nach hinten ziehenden Dorsalnerven ein vorderer unterscheiden, der in den Kopfschild zieht. Im Gegensatz zu den Epistomnerven der *Cristatella* verläuft der vordere Dorsalnerv der Pterobranchier in der dorsalen Wand des Kopfschildes.

Die beiden ventralen Nerven unterscheiden sich von denen der *Cristatella* dadurch, daß sie nicht lateral basalwärts ziehen, sondern den Schlund umfassend, sich in der oralen Medianlinie vereinigen und einen medianen Ventralnerven nach hinten, d. h. basalwärts schicken. Pterobranchier und Enteropneusten besitzen also einen echten Schlundring.

Eine dem oralen Nervenring der *Cristatella* entsprechende Bildung fehlt, weil bei diesen Tieren die den Mund umsäumende Tentakelreihe nicht vorhanden ist. Man kann wohl annehmen, daß dieser Tentakelkranz und damit auch der orale Nervenring von den Bryozoen sekundär erworben wurde, und daß anderseits der bei Formen mit ursprünglicherem Nervensystem (Pterobranchier, Enteropneusten) noch ent-

wickelte Schlundring sekundär, vielleicht im Anschluß an die Ausbildung der Invaginationsfähigkeit des vorderen Körperendes, bei den Bryozoen verloren ging.

Statt der Ganglionhörner der *Cristatella* besitzt jeder Lophophorarm der Pterobranchier drei Nerven, von denen zwei ventrale die Tentakelnerven liefern sollen.

Nerven- und Ganglienzellnetze sind sowohl bei Pterobranchiern als bei Enteropneusten vorhanden. Besonders reich sind sie bei letzteren entwickelt. Auch die Ganglienzellnetze sollen stets unmittelbar subepithelial liegen.

Noch weiter als diese Tiere entfernen sich die Brachiopoden von den Bryozoen. Das ganze Nervensystem der Brachiopoden liegt epithelial. Das Cerebralganglion stimmt insofern wenigstens mit dem von *Cristatella* überein, als auch hier das Ganglion selbst sich in die Arme hineinerstreckt und als sogenannter Hauptarmnerv, entsprechend den Ganglionhörnern von *Cristatella*, Tentakelnerven abgibt. Durch einen Schlundring verbindet sich das obere Ganglion mit dem viel stärker entwickelten Unterschlundganglion, von dem neben Mantel- und Muskelnerven die Nebenarmnerven abgehen. Insgesamt wird jeder Arm also wie bei Pterobranchiern von drei Nerven durchzogen, die aber hier von beiden Ganglien stammen. Doch ist es vorläufig noch keineswegs sicher, ob man die Armnerven der Brachiopoden so ohne weiteres mit denen der Pterobranchier und Bryozoen vergleichen darf, da die Homologisierung der Arme selbst auf Schwierigkeiten stößt.

Zumal für den Hauptarmnerven, der nach Entstehung und Funktion so große Übereinstimmung mit den Ganglionhörnern der Phylactolämen zeigt, wird ein Vergleich dadurch erschwert, daß er auf der Medianseite der Arme verläuft und zwar unter der Armfalte und über dem großen Armsinus, den man der Epistomhöhle der Bryozoen für homolog zu halten geneigt ist.

Die dorsalen und ventralen Mantelnerven der Brachiopoden, die vom Unterschlundganglion entspringen, könnte man mit den Tentakelscheidenerven der *Cristatella* vergleichen, mit denen sie in der Paarigkeit und der Plexusbildung gut übereinstimmen. Der Umstand, daß zuweilen der Ursprung der Mantelnerven auf den Schlundring verschoben ist, bewirkt eine weitere Annäherung an die Verhältnisse bei *Cristatella*. Neben dem Mantelnervenplexus sollen die Brachiopoden an den Armen typische Ganglienzellnetze besitzen, also gerade an einer Stelle, wo ich bei *Cristatella* niemals etwas Derartiges gefunden

habe. Nach der Beschreibung die VAN BEMMELEN (1883) gibt, muß ich es aber für gewagt halten, diese Zellnetze als nervös zu bezeichnen.

Bezüglich der letzten Klasse der Oligomeren, der Chaetognathen, erheben sich dieselben Schwierigkeiten wie bei den Brachiopoden. Die Lage des Cerebralganglions im Kopfsegment, dessen Deutung als Prostomium aber wegen des fast endständigen Mundes viel unsicherer erscheint als bei den übrigen Oligomeren, der Besitz eines größeren ventralen Ganglions im Rumpfabschnitt und die völlig epitheliale Lage aller Teile des Nervensystems deuten wohl nähere Beziehungen zu den Brachiopoden an, ergeben aber keine direkte Vergleichsmöglichkeit mit den Verhältnissen der ectoprocten Bryozoen.

Überhaupt bestätigt die Vergleichung der Nervensysteme der verschiedenen Klassen der Oligomeren, daß man keineswegs daran denken kann, alle in genetischen Zusammenhang zu bringen. Man wird vielmehr wenigstens drei parallele Entwicklungsreihen annehmen müssen (Chaetognathen — Brachiopoden; Enteropneusten — Pterobranchier; Phoroniden — ectoprocte Bryozoen). Nur bei den Bryozoen gibt das Nervensystem vollständig die epitheliale Lagerung auf. Zusammen mit der ungemein differenzierten Innervierung der Tentakelkrone läßt das die Bryozoen als die höchst entwickelte Klasse erscheinen. Der Mangel eines Unterschlundganglions erklärt sich vielleicht durch sekundären Verlust nach Ausbildung des dorsalen Armapparats bei den Lophopoden. Da manches dafür spricht, daß die Gymnolämen, die keinen Lophophor besitzen, aus Phylactolämen sich entwickelt haben, so würde daraus auch bei ihnen das Fehlen des Unterschlundganglions verständlich erscheinen. Die rudimentäre Beschaffenheit der Körperwandnerven wäre auf Reduktion nach Umbildung der Körperwand zur invaginierbaren Tentakelscheide zurückzuführen. Doch sind das lediglich Vermutungen, die erst durch umfassende vergleichend anatomische Untersuchungen zu stützen oder zu berichtigen wären.

Heidelberg, im Mai 1913.

Literaturverzeichnis.

1856. G. ALLMAN, A Monograph of the Fresh-water Polyzoa. London.

1897. ST. V. APATHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

1883. J. F. van Bemmelen, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardines. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI.

1848. P. van Beneden, Recherches sur les bryozaires fluviatiles de Belgique. Nouv. Mém. de l'Acad. Roy. des Sc. et B.-lettres de Bruxelles. XXI.

1903. A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

1890. Fr. Braem, Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibl. Zool. Bd. II. Hft. VI.

1900. L. Calvet, Contributions à l'histoire naturelle des bryozaires ectoproctes marins. Thèse Montpellier.

1843. B. Ch. Dumortier et P. van Beneden, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce. Nouv. Mém. de l'Acad. Roy. des Sc. et B.-lettres de Bruxelles. XVI.

1865—66. A. Hyatt, Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolaemata. Communic. Essex Inst. Bd. IV u. V.

1887. K. Kraepelin, Die deutschen Süßwasserbryozoen. Monographie. I. Anat.-syst. Teil. Abh. Nat. Ver. Hamburg. Bd. X.

1868. H. Nitsche, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolaemen Süßwasserembryozoen, insbesondere von Alcyonella fungosa. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

1905. G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Bryozoen. Biol. Unters. Neue Folge. Bd. XII.

1888. A. Saefftigen, Das Nervensystem der phylactolaemen Süßwasserbryozoen. Zool. Anz. 1888.

1887. M. Verworn, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der gebrauchten Abkürzungen.

Acc.Fas., accessorische Nervenfasern;
ax.Bünd., axiales Bündel von Fibrillen;
Anastom., Anastomosen;
ax.Kan., axialer Kanal;
Br., Brücke (Bedeut. s. Erklärung zu Fig. 3);
Cerebr. G., Cerebralganglion;
dist.Forts., distaler Fortsatz;
dors.N.Tent.Sch., dorsaler Tentakelscheidenerv;
Epist., Epistom;
epist.Nerv.Ring, epistomaler Nervenring;
Forts.G.Z., Ganglienzellfortsatz;
Gangl.Horn, Ganglionhorn;
G.Z., Ganglienzelle;
G.Z.Drm.Ntz., Ganglienzelle des Darmnetzes;
G.Z.Kol.W.Ntz., Ganglienzelle des Koloniewandnetzes;
G.Z.Tent.Sch.Nrv., Ganglienzelle eines Tentakelscheidenerven;
G.Z.Tent.Sch.Ntz., Ganglienzelle des Tentakelscheidenetzes;
Harnbl., sog. Harnblase;
lat.Plex.Tent., lateraler Tentakelplexus;
lat.Sinn.Z.Loph.Arm, Sinneszelle der Seitenwand der Lophophorarme;
Li, s. Erkl. zu Fig. 26.
mot.N.Tent., motorischer Tentakelnerv;
Musk.Z., Muskelzelle;
N.Forts., Nervenfortsatz;

Oesoph., Oesophagus;
oesoph.Plex., ösophagealer Nervenplexus;
or.Nerv.Ring, oraler Nervenring;
Plex.Retr., Nervenplexus zur Innervierung der Retractoren;
prox.Forts., proximaler Fortsatz;
Rad.N., Radialnerv;
Rect., Rectum;
Retract., Retractoren;
Ring.Musk.Z., Ringmuskelzelle;
Seit.N., Seitennerv;
sens.N.Loph.Arm, sensorischer Lophophorarmnerv;
sens.Tent.Plex., sensorischer Tentakelplexus;
Sinn.Haar, Sinneshaar;
Sinn.Z., Sinneszelle;
Sinn.Z.Epist., epistomale Sinneszellen;
Sinn.Z.MundR., Sinneszellen des Mundrandes;
Sinn.Z.Tent., Tentakelsinneszelle;
Tent.Sch., Tentakelscheide;
Tent.Sch.Nrv., Tentakelscheidenerv;
Varik., Varikosität;
ventr.N.Tent.Sch., ventraler Tentakelscheidenerv;
Verb.Fas., Verbindungsfasern (Erkl. s. Fig. 16);
Wurz.Rad.N., Wurzeln der Radialnerven.

Tafel XII.

Fig 1. Einzeltier von *Cristatella mucedo* vollständig evaginiert; von der Seite gesehen, mit einem Stück der Koloniewand. Nur ein Lophophorarm gezeichnet. *Cerebr.G*, Cerebralganglion; *dors.N.Tent.Sch.*, dorsale Tentakelscheidenerven; *Gangl.Horn*, Ganglionhorn; *G.Z.Kol.W.Ntz.*, Ganglienzelle des Koloniewandnetzes; *G.Z.Tent.Sch.Nrv.*, Ganglienzelle im Tentakelscheidenerv; *G.Z.Tent.Sch.Ntz.*, Ganglienzelle des Tentakelscheidenetzes; *Klch.Mmbr.*, Kelchmembran; *lat.Sinn.Z.Loph.Arm*, Sinneszelle der Lophophorarmseitenwand; *mot.N.Tent.*, motorischer Tentakelnerv; *Oesoph*, Oesophagus; *Plex.Retr.*, Plexus zur Innervierung der Retractoren; *Rad.N.*, Radialnerv; *Sinn.Z.Epist.*, Sinneszelle des Epistoms; *Sinn.Z.MundR.*, Sinneszelle des Mundrandes; *Sinn.Z.Tent.*, Tentakelsinneszelle; *ventr.N.Tent.Sch.*, ventrale Tentakelscheidenerven.

Fig. 2. Centralnervensystem und Tentakelnerven in der Ansicht auf die Oralfläche. Sensorische Tentakelnerven weggelassen. *Epist.Nerv.Ring*, epistomaler Nervenring; *or.Nerv.Ring*, oraler Nervenring.

Fig. 3. Centralnervensystem und Radialnerven von der Seite gesehen. Soll vor allem den genauen Verlauf der Radialnervenverästelungen und die Bildung des oralen Nervenringes zeigen. Die sensorischen Tentakelnerven (*sens. Tent.Plex.*) entspringen nur scheinbar so dicht übereinander aus den Radialnerven (*Rad.N.*), da man wegen des stark bogenförmigen Verlaufs der Radialnerven deren basalen Teil in der Lateralansicht stets perspektivisch verkürzt sieht. *Acc.Fas.*, accessorische feinste Fäserchen, die sich zwischen den Wurzeln der Radialnerven (*Wurz.Rad.N.*) plexusartig verbreiten. Die mit *Br* bezeichneten Brücken zwischen den motorischen Tentakelnerven sind Ausnahmebildungen. Die Klammern über den Tentakelnerven deuten an, welche Nerven jeweils zu einem Tentakel gehören.

Fig. 4. Zeigt dasselbe wie Fig. 3 von der Oralfläche gesehen, dazu aber den epistomalen Nervenring (*epist. Nerv.Ring*). *Oesoph.Plex.* gehört schon zum oesophagealen Nervenplexus und zeigt dessen Anastomosen mit dem oralen Nervenring. Die sensorischen Tentakelnerven (*sens-Tent.Plex.*) sind nur bei einem Teil der Radialnerven eingezeichnet.

Fig. 5. Einzelne Tentakelsinneszelle (*Sinn.Z.Tent.*) stark vergrößert, mit Sinneshaar und Nervenfortsatz (*N.Forts.*).

Tafel XIII.

Fig. 6. Ein Tentakel mit Sinneszellen (*Sinn.Z.Tent.*), dem zugehörigen sensorischen Plexus (*sens.Tent.Plex.*) und dessen Bildung aus Seitenzweigen der Radialnerven (*Seit.N.*). Bei einem Teil der Sinneszellen ist das Sinneshaar abgebrochen.

Fig. 7. Ganglienzellen und Fibrillenverlauf im Ganglionhorn. Die Fibrillen des Radialnerven (*Rad.N.*) suchen bei (*a*) gleich das Axialbündel (*ax.Bünd.*) auf, bei (*b*) ziehen sie unter Gitterbildung durch bipolare Ganglienzellen (*G.Z.*). Bei (*c*) ist eine Ganglienzelle in das Wurzelsystem eines Radialnerven hineingerückt.

Fig. 8. Stück eines Einzeltiers von der Dorsalseite betrachtet, um die dorsalen Tentakelscheidenerven zu zeigen. Vom Tiere nur der Umriß gezeichnet. *Sinn.Z.*, zweifelhafte Sinneszellen der Tentakelscheide.

Fig. 9. Basalteil einiger oraler Tentakeln (*Tent.*) mit der Kelchmembran (*Klch.Mmbr.*) von der Seite gesehen wie Taf. XI, Fig. 1. *Sinn.Z.Klch.Mmbr.*, Sinneszellen der Kelchmembran; *Sinn.Z.MundR.*, Sinneszellen des Mundrandes.

Fig. 10. Zeigt den Faserverlauf im Ganglionhorn; bei (*a*) Verteilung der Fibrillen des Radialnerven auf die beiden motorischen Tentakelnerven (*mot.N. Tent.*); bei (*b*) und (*c*) durchqueren Fibrillen das Ganglionhorn; bei (*d*) Verbindung zwischen den Fibrillen benachbarter Radialnerven. *G.Z.*, Ganglienzelle mit undeutlichem Gitter. *Varik*, Varikositäten, sind Kunstprodukte.

Fig. 11. Innervierung des Epistoms (*Epist.*). Form und Lage desselben unnatürlich, da nach etwas gequetschtem Präparat gezeichnet. *Ax.Kan.*, axialer Kanal des Ganglionhorns; *Harnbl.*, Harnblase; *Sinn.Z.Epist.*, Sinneszellen des Epistoms.

Fig. 12. Einzeltier von der Seite, die aborale Hälfte des Tieres sowie die Tentakeln weggelassen. Innervierung der Retractoren (*Retract.*) durch plexusartige Querverbindungen (*Plex.Retr.*) zwischen dors. und ventr. Tentakelscheidenerven (*dors.* u. *ventr.N.Tent.Sch.*).

Fig. 13. Ganglienzellnetz der Tentakelscheide. Man beachte wie die Fortsätze ohne weiteres ineinander übergehen, z. B. bei (*a*), (*b*) u. (*c*). *Varik.*, Varikositäten, sicherlich Kunstprodukte.

Fig. 14. Tentakelmuskelzellen mit zwei proximalen (*prox.Forts.*) und einem distalen Fortsatz (*dist.Forts.*).

Fig. 15. Dasselbe; nur ist hier das dem Kern benachbarte Plasma blasig aufgetrieben, eine oft beobachtete aber nicht normale Erscheinung.

Fig. 16. Sinneszellen (*lat.Sinn.Z.Loph.Arm*) der Seitenwand der Lophophorarme. Um den Ursprung der zugehörigen sensorischen Nerven zu zeigen, ist der jeweils entsprechende Radialnerv mitgezeichnet. *Verb.Fas.*, zarte Verbindungsfasern zwischen den sensorischen Lophophorarmnerven (*sens.N.Loph. Arm*).

Tafel XIV.

Fig. 17. Verbindung zwischen Tentakelscheidenerv (*Tent.Sch.Nrv.*) und den Fortsätzen einer Zelle des Ganglienzellnetzes der Tentakelscheide (*G.Z.Tent.Sch. Ntz.*).

Fig. 18. Einzelne Zelle des Ganglienzellnetzes der Tentakelscheide mit riesigen Fortsätzen.

Fig. 19 u. 20. Wie Fig. 18; zwei Zellen durch kurzen Fortsatz verbunden.

Fig. 21. Wie Fig. 18, aber mit nierenförmigem Kern.

Fig. 22. Wie Fig. 18, aber zweikernig, der eine Kern mit eigentümlichem Auswuchs.

Fig. 23. Einzelne von den in den Verlauf der Tentakelscheidenerven (*Tent. Sch.Nrv.*) eingeschalteten Ganglienzellen (*G.Z.Tent.Sch.Nrv.*).

Fig. 24. Muskel- und Ganglienzellen der Tentakelscheide. Die Ganglienzellen (*G.Z.*) sind bei (*a*), (*b*) und (*c*) noch durch breite aber äußerst dünne Protoplasmabrücken mit den Muskelzellen (*Musk.Z.*) verbunden.

Fig. 25. Ganglienzellnetz und Ringmuskulatur der Tentakelscheide. *Forts. G.Z.*, Fortsatz einer Ganglienzelle (*G.Z.*), *Plasmodesm*, Plasmodesmen zwischen den Ringmuskelzellen (*Ring.Musk.Z.*). Bei (*a*), (*b*) und (*c*) Innervierung von Muskelzellen.

Fig. 26. Einzeltier von der Seite, Lophophorarme, Tentakeln und aborale Hälfte des Tieres weggelassen. Tentakelscheide (*Tent.Sch.*) an der mit (*Li*) bezeichneten Linie abgeschnitten gedacht, um die Tentakelscheidenerven (*dors.* und *ventr.N.Tent.Sch.*) besser von den Darmnerven zu unterscheiden. Am Oesophagus hauptsächlich der Vorderdarmplexus (*oesoph.Plex.*), dessen Ursprung aus dem Ganglion bei (*a*), Verbindung mit dem oralen Nervenring bei (*b*). Vom Ganglienzellnetz des Oesophagus nur wenige Zellen (*G.Z.Drm.Ntz.*) gezeichnet. Am Enddarm Ganglienzellnetz, bei (*c*) Verbindung mit den dorsalen Tentakelscheidenerven (*dors.N.Tent.Sch.*).

Zur Morphologie und Biologie der myrmecophilen Gattungen Lomechusa und Atemeles und einiger verwandter Formen.

Von

Karl Hermann Christian Jordan
aus Papstdorf.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 20 Figuren im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Die Biologie der mit Ameisen zusammenlebenden Insekten hat schon seit langem ein besonderes Interesse erregt. Pastor J. Müller war wohl der erste, der darauf aufmerksam machte, daß bei einigen Ameisen ein winziger Käfer mit großer Regelmäßigkeit aufzufinden sei. Er wollte dieser Erscheinung näher auf den Grund kommen, und schuf so die Grundlage für die gesamte Ameisenbiologie, indem er in geräumigen Fläschchen Ameisen mit Brut und Gästen — in diesem Falle *Claviger* — zu Hause in diesen ersten Formicarien hielt. Noch heute kann man seine Beobachtungen als mustergültig hinstellen.

Es war kein Wunder, daß ein so interessantes Verhalten, wie es *Claviger* zeigt, zu ähnlicher Forschung anregte. Mit größter Gründlichkeit ging man von verschiedenen Seiten ans Werk. Vor allem müssen zwei Namen hier genannt werden, denen zweifellos der Vorrang bei dem speziell uns interessierenden Thema gebührt, nämlich E. Wasmann und K. Escherich. Aber alle Forschung blieb vorwiegend auf die Biologie beschränkt, und so kam es, daß Anatomie und Histologie in den Hintergrund traten. Dies ist insofern bedauerlich, als manche Schlüsse, die man aus der Beobachtung der Ameisengäste ziehen kann, nur dann das richtige treffen, wenn die anatomischen Verhältnisse völlig geklärt sind. In der Literatur liegen nur über drei myrmecophile Tiere histologische Arbeiten vor, und zwar sind dies die Arbeiten Escherichs über *Paussus*, Schimmers über *Myrmecophila* und Krügers über *Claviger*. Wohl ist auch Wasmann auf diesem Gebiete tätig gewesen, jedoch sind seine Arbeiten nicht gerade eingehend, so daß sich manche Lücken und einige irrige Deutungen ergeben.

Das freundschaftliche Verhältnis der Gäste zu den Ameisen beruht auf Secreten, die diese Tiere für ihre Wirte produzieren. Wasmann verlegt den Sitz der Exsudation bei allen Ameisengästen, die er in seiner Arbeit erwähnt, in ein besonderes Gewebe, das er Exsudatgewebe nennt. Krüger konnte nun in seiner Arbeit Wasmann insofern widerlegen, als er zahlreiche Drüsen fand, die das den Ameisen angenehme Secret produzieren. Es lag nun nahe, nach gleichen Anpassungen bei *Lomechusa* und *Atemeles* zu fahnden, die voraussichtlich neue Gesichtspunkte für die Beurteilung des Gastverhältnisses liefern könnten. Es drängt mich deshalb, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Chun, dafür zu danken, daß er mich auf dieses interessante Thema aufmerksam machte und jederzeit meiner Arbeit größtes Interesse zuwendete. Ebenso bin ich Herrn Privatdozent Dr. Steche zu

Dank verpflichtet für seine vielseitigen und wertvollen Ratschläge. Endlich möchte ich nicht versäumen, auch Herrn Realschullehrer K. Dorn zu danken, der mich mit Vergleichsmaterial unterstützte und dessen Bestimmung übernahm.

Material und Methode.

In der näheren Umgebung von Leipzig sind sowohl *Lomechusa* wie *Atemeles* sehr seltene Tiere. Mir ist es nur einmal gelungen, im Oberholz bei *Formica fusca* ein Exemplar eines *Atemeles emarginatus* zu finden, sonst aber waren sämtliche Kolonien von diesen Gästen unbesetzt, was man wohl damit in Zusammenhang bringen kann,daß diese eine Vorliebe für hügelige und bergige Gegenden zeigen. Die weitere Umgebung Leipzigs dagegen lieferte beide Gattungen häufiger. Als günstigster Fundort erwies sich der Hengstberg bei Seelingstädt, auf dem fast jede der zahlreichen *Formica sanguinea*-Kolonien mit Lomechusen besetzt war. Ferner wurde noch im Muldental bei Döbeln, im Böhmischen Mittelgebirge und in der Sächsischen Schweiz gesammelt. Im allgemeinen war *Lomechusa* in der Sächsischen Schweiz häufig; besonders die Gegend um Sebnitz brachte eine Fülle von Material, da in einer Kolonie Mitte März 50 Stück gefangen werden konnten.

Sämtliche Lomechusen wurden in gemischten Kolonien von *Formica sanguinea + fusca* gefunden. Fast immer handelte es sich um Kolonien, die unter flachen Steinen lebten; nur in einem Falle war es möglich, aus einem alten Eichstumpf fünf Lomechusen zu klopfen, und ein Exemplar wurde außerhalb eines Nestes auf einem Stein gefunden.

Atemeles, der ja zweiwirtig ist, war von März bis September bei *Formica fusca* anzutreffen, in der übrigen Zeit aber in Nestern von verschiedenen *Myrmica*-Arten, vor allem bei *Myrmica ruginodis* und *Myrmica laevinodis*. Mehr als 15 Stück waren nie in einer Kolonie beisammen, doch mögen in starken Kolonien auch noch größere Mengen gefunden werden.

Daß meist die mit Gästen besetzten Kolonien an Südabhängen der betreffenden Hügel liegen, ist wohl mehr auf das häufigere Vorkommen von Ameisen an solchen Stellen zurückzuführen. Immerhin wird die größere Wärme solcher Hänge der Entwicklung der Symphilen nur förderlich sein.

Die Fixierung des Materials geschah nach kurzer Betäubung mit Äther etwa 10 Stunden lang in Formol-Alkohol-Eisessig (15 Teile 96%iger Alkohol, 6 Teile konzentriertes Formol, 2 Teile Eisessig und

30 Teile Wasser). Ein Anstechen des Tieres oder Abschneiden des Kopfes war der Wirkung sehr förderlich. Andre Fixierungen wie Sublimat-Alkohol-Eisessig und die FLEMMINGschen Lösungen können hierfür nicht so empfohlen werden. Da das außerordentlich starke Chitin das Schneiden sehr erschwert, wurde folgende Methode angewandt, die sehr günstige Resultate ergab.

Nach der Fixierung kamen die Objekte 14 Tage in Seifenspiritus. Dann wurden sie je einen Tag in 96%igen und 100%igen Alkohol gelegt und schließlich in einer Celloidinlösung 4 Wochen ohne Luftzutritt belassen. Man löst dazu 2 g Celloidin in 80 Teilen Äther und 20 Teilen absoluten Alkohol. Je länger man die Tiere in Celloidin läßt, um so leichter lassen sie sich schneiden. Zur Überführung aus dem Celloidin in Cedernholzöl empfiehlt es sich, die Objekte etwa 2 Minuten in absoluten Alkohol zu werfen, damit das Celloidin außen sich in der Hauptsache löst. Nun wurden die Käfer je einen Tag in 48° Paraffin + Cedernholzöl zu gleichen Teilen und in 58° Paraffin gebracht. Eingebettet aber wurden sie aus dem 58° Paraffin in 60°, das sofort abgekühlt wurde. So war es möglich, fortlaufende Schnittserien von 10 μ zu erhalten, ohne die zeitraubende Mastixcollodiummethode anwenden zu müssen.

Bei kleineren Staphyliniden, wie sie als Vergleichsmaterial untersucht wurden, kann man das Verfahren abkürzen, indem man den Seifenspiritus wegläßt. Man führt die Objekte hinauf bis 100%igen Alkohol. Hier kommen sie zunächst in eine dünne Celloidinlösung, die man sich auf der käuflichen Urlösung durch Ätherzusatz herstellt (25 Teile Celloidinurlösung und 75 Teile Äther). Hier verbleiben sie nur 5 Tage, um dann weitere 5 Tage in eine stärkere Celloidinlösung von 75 Teilen Celloidinurlösung und 25 Teilen Äther zu kommen. Auch hier wurden sie im Celloidin ohne Luftzutritt belassen. Dann werden sie in gleicher Weise über Cedernholzöl nach 60° Paraffin überführt. Diese kleinen Objekte ließen sich sogar mit 5 μ schneiden.

Als günstigste Farbe erweist sich die einfache Färbung mit Hämalaun. Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, das teilweise gute histologische Details erkennen läßt, ist ungünstig, da es die unteren Schichten des Chitins überfärbt und zur Untersuchung unbrauchbar macht.

Morphologie.

Bereits ERICHSON schloß, durch die morphologischen Merkmale aufmerksam gemacht, auf die Myrmecophilie von *Lomechusa* und *Atemeles*. Es fiel ihm auf, daß ähnlich wie bei *Claviger testaceus* Preyssl,

bei diesen Käfern lange Haarbüschel »Trichome« vorhanden waren, und der Analogieschluß lag nahe, auch hier eine Beleckung seitens der Ameisen anzunehmen. — Wie schon hier dieser alte Beobachter gezeigt hat, sind die Trichome das Haupterkennungsmerkmal der Myrmecophilie. So ist es im Interesse der histologischen Untersuchung von Wichtigkeit, die Lage dieser Haarbildungen näher kennen zu lernen. Da aber gerade *Lomechusa* und *Atemeles* hierin Unterschiede zeigen, sollen sie im folgenden getrennt behandelt werden.

Lomechusa strumosa Grav.

Bereits am Pygidium tritt eine dünne Behaarung auf, die aber ebenso wie die der beiden folgenden Segmente im Vergleich zu manchen andern Staphyliniden nicht als abnorm aufzufassen ist. Doch schon das drittletzte Segment zeigt eine stärkere Ausbildung der Härchen. Sie werden größer, stehen dichter und haben das für Ameisengäste typische Goldgelb. Der hauptsächliche Träger dieser Trichome ist ein seitlicher Vorsprung, der sich an der Berührungsstelle von Tergit und Sternit befindet. Von Segment zu Segment tritt nun diese Erscheinung immer stärker auf, so daß das zweite, dritte und vierte Abdominalsegment je ein Paar schon makroskopisch gut sichtbarer Seitenzipfel trägt. Diese sind die Hauptträger der Trichome, und die Behaarung, die sich auf dem Tergit nach der Mitte zu befindet, scheint von nebensächlicherer Bedeutung (s. Fig. 1). Ferner lassen die drei Beinpaare am Trochanter und an der Innenseite des Femurs ebenfalls dichte Trichombüschel erkennen.

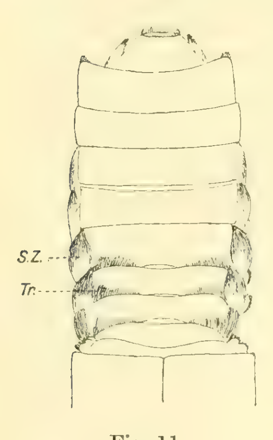


Fig. 1[1].

Atemeles emarginatus Payk.

Auch bei *Atemeles* finden sich die Seitenzipfel, ja sie sind sogar die alleinigen Träger der Trichome. Sie gleichen vollkommen denen von *Lomechusa*, so daß auf ihre Beschreibung nicht näher eingegangen zu werden braucht. An den Beinen fehlt die Trichombildung ganz, und auf dem Tergit sind nur in der Nähe der Seitenzipfel Ansätze nachzuweisen. Bei keinen von den drei *Atemeles*-Arten aber reicht sie bis in die Mitte des Tergits.

[1] Buchstabenerklärung für sämtliche Figuren am Ende der Abhandl. S. 386.

Mundwerkzeuge.

Ein weiteres wichtiges morphologisches Merkmal ist für beide Tiere die Umgestaltung der Mundwerkzeuge. Wegen ihrer hohen systematischen Bedeutung sind sie schon ausführlich von mehreren Autoren, besonders von GANGLBAUR und WASMANN, beschrieben worden, so daß hier auf ihre Schilderung verzichtet werden kann.

Physogastrie.

Als drittes und fast wichtigstes Merkmal der Symphilie läßt WASMANN die Physogastrie gelten. Man versteht darunter eine auffällige Verbreiterung des Abdomens, die durch Fütterung der Ameisen hervorgerufen sein soll. Mehrere Forscher wie ESCHERICH, TRAGARDH u. a. nehmen auf Grund der WASMANNschen Untersuchungen nun an, daß ein besonderes Exsudatgewebe bei Termitophilen wie Myrmecophilen die Physogastrie hervorruft. Da auch die Königin, gleich wie die echten Gäste, gefüttert wird, so hat man auch auf diese die Theorie des Exsudatgewebes übertragen.

Wie weit bei Termitengästen die Anwesenheit eines solchen Gewebes sich bewahrheitet, war nicht möglich, zu kontrollieren. Doch sei hier darauf hingewiesen, daß der ausschlaggebende Faktor bei dieser auffälligen Erscheinung sicher die Mimicry ist. Die blinden Termiten, die lediglich auf Tast- und Geruchsinn angewiesen sind, müssen seitens der Gäste getäuscht werden. Kommt ein termitophiles Insekt mit dem verdickten Abdomen, so wird die Termite, die ihm begegnet, wohl annehmen, daß sie ein Geschlechtstier vor sich hat und nicht einen Räuber oder Schmarotzer. Ohne solche mimetische Anpassungen ist wohl ein Eindringen in die Termitenkolonie schwerlich zu denken.

Anders aber liegen die Verhältnisse bei den Ameisen. Denn hier wird der Beobachter keinesfalls eine Verdickung bemerken, die sich auch nur annähernd mit der der Termiten vergleichen ließe. Die Vergrößerung des Abdomens der Königin ist nur eine Folgeerscheinung, die durch die Entwicklung der Ovarien bedingt ist. Was aber die myrmecophilen Käfer anbetrifft, so kann man sie keineswegs als physogastrisch bezeichnen. Wohl ist das Abdomen breiter als bei langgestreckten Formen, aber gerade der Umstand, daß *Lomechusa* wie *Atemeles* eine gedrungene Gestalt haben, deutet auf die Entstehung der Abdominalverbreiterung hin. Die lange Form, wie sie die Staphyliniden von der Größe der *Lomechusa* besitzen, muß den kleineren Ameisen auffällig sein. Die Symphilen suchten durch Verkürzung des

Abdomens sich der Größe ihrer Wirte anzupassen, und das kann vielleicht die Verbreiterung des Abdomens zur Folge gehabt haben. Daß bei andern Staphyliniden, die nicht myrmecophil sind, die gleiche Erscheinung auftritt, zeigt deutlich die kurze, aber breite Staphylinide *Encephalus complicans* West.

Die Physogastrie wird auf die Entwicklung eines besonderen Exsudatgewebes zurückgeführt. Wie unten gezeigt wird, ist diese Beobachtung Wasmanns nicht zutreffend. Gerade die Ähnlichkeit im Leben der Ameisen und Termiten hat es mit sich gebracht, daß man zu verallgemeinern suchte. Abnorme Verhältnisse der einen Tiere sollten bei den andern auch vorhanden sein, und durch Analogieschluß oktroyierte man diese Eigenschaft den Ameisen samt ihren Gästen.

Histologie.

Wie oben erwähnt wurde, befindet sich in der Literatur bereits eine Angabe über die histologischen Verhältnisse von *Lomechusa* und *Atemeles*. Es sei deshalb im folgenden gleich an diese Notizen angeknüpft. Wasmann beschreibt in seiner Arbeit: »Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei Ameisen und Termitengästen«, Biol. Centralbl. XXIII, bei *Lomechusa* und *Atemeles* zunächst die Lage der verschiedenen Fettgewebelappen. Er geht von der Ansicht aus, daß das Fettgewebe die Funktion eines Exsudatgewebes übernommen hat, und zwar stützt er sich hierbei auf die Tatsache, daß dieses Gewebe sich unter den Trichomen im Abdomen, ferner noch im Thorax und im Halsschild, Kopf und Beinen befindet. Dabei trifft er folgende Unterscheidung. Es gibt ein feinkörniges Blutgewebe und ein maschenförmiges Gewebe, das Fettgewebe. Beide Gewebearten scheinen sich gegenseitig zu vertreten, doch ist sein Endresultat: »Das eigentliche Blutgewebe spielt bei *Lomechusa* nur eine ganz sekundäre Rolle im Vergleich zum hauptsächlichen Exsudatgewebe, dem Fettgewebe im engeren Sinne.« Zwischen Tergit und Sternit schiebt sich eine Hautfalte ein, die im Innern mit einem Ausführgang versehen sein soll und infolgedessen für Wasmann der Ort der Secretion ist. Er erklärt den Vorgang folgendermaßen: »Die gelben Borsten sind Sinneshaare, durch deren Reizung bei der Beleckung des Käfers durch die Ameisen das Exsudat gefördert wird. Durch Kontraktionen der lateralen Muskelbündel, die dem gewulsteten Seitenrand des Hinterleibes jederseits schräg vorgelagert sind, sowie durch mechanischen Druck, den die Beleckung und Zerrung der Haarbüschel auf die borsten-

tragenden Zipfel ausübt, wird das Exsudat in die membranösen Zwischenzipfel gedrängt, wo es ausgeschieden wird.«

Er erwähnt wohl auch ein paar Drüsenzellen, sagt aber, daß diesen eine ganz sekundäre Rolle zukommt. Eines aber läßt er völlig außer Acht: nämlich den Seitenzipfel, der so überaus reich mit Trichomen besetzt ist. Es liegt nahe, auch hier den Hauptsitz des Exsudats zu suchen. Beiläufig sei noch bemerkt, daß auf Querschnitten die Seitenzipfel sich vollkommen losgelöst vom Hinterleib zeigen. Das beruht aber darauf, daß sie gewissermaßen gestielt sind. Dieser dünne stielähnliche Teil verläuft erst ein Stück parallel zu dem Abdomen, verbreitet sich dann plötzlich und richtet sich senkrecht empor.

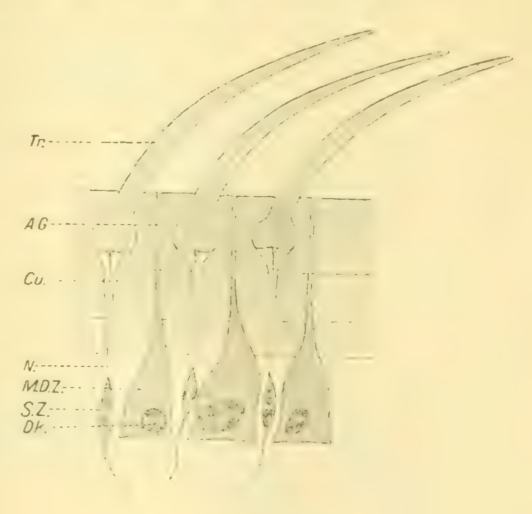


Fig. 2.

Es fällt nun auf, daß unter dem dichten Kranz der Trichome sich eine besonders starke Chitinschicht befindet, in die die Trichome eingelenkt sind (s. Fig. 2). An dem Chitin selbst lassen sich drei Hauptschichten unterscheiden, die sich durch die Färbung deutlich voneinander abheben. Die äußerste Schicht ist die dunkelste und auch die härteste, während die innere einen mehr häutigen Eindruck macht. Das eigentliche Haar ist in die äußere Schicht eingelenkt. Es befindet sich in einer Grube, die sich nach oben verengt, so daß beim Lecken und Zerren den Ameisen das Herausreißen unmöglich gemacht ist. An die Basis eines jeden Haares geht ein ziemlich breiter Kanal, durch den sich ein feiner Nervenfaden zieht. Von da setzt sich der Nerv weiter fort, vereinigt sich mit Nachbarfasern und läuft schließlich durch den stielähnlichen Teil ins Körperinnere. An den Vereinigungsstellen der Nerven und in ihrem weiteren Verlauf treten wiederholt Ganglienzellen auf (s. Fig. 3, S. 354).

Zwischen den Sinneszellen aber, direkt unter dem Chitin, stehen in großer Anzahl noch andre Zellen, die Wasmann entweder übersehen oder für die Sinneszellen gehalten hat. Auf seiner wenig deut-

lichen Zeichnung ist das nicht zu unterscheiden, wohl aber zeichnet er besondere Hypodermiszellen ein, die in Wirklichkeit an diesen Stellen nicht zu finden sind. Diese Zellen, die zwischen den Sinneszellen stehen, haben die Form von Kölbchen und sitzen ganz dicht unter der Cuticula. Nach der Chitinschicht zu werden sie schmäler und enden in einem feinen Ausführgang, der das Chitin durchsetzt und nur bei sehr starker Vergrößerung zu sehen ist. Der oberste Teil nimmt keine

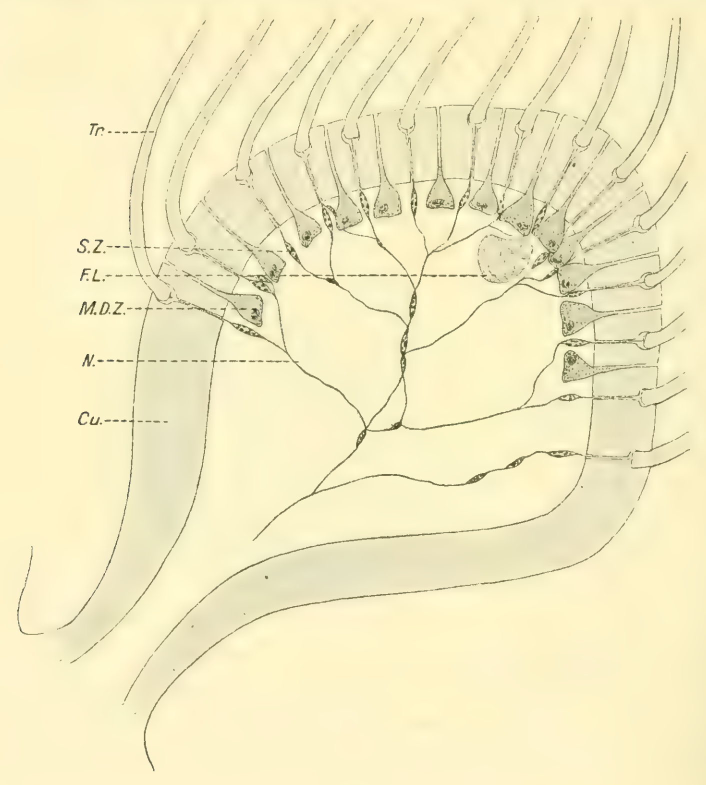


Fig. 3.

Farbe an, während man durch die beiden untersten Schichten das mit Hämalaun gefärbte Secret verfolgen kann. Das Protoplasma dieser Zellen scheint gegen den Rand etwas dichter zu sein, an der Ausmündungsstelle liegt ein hellerer Hof. Der Kern ist der Chitinschicht abgewendet und erreicht eine ansehnliche Größe. Diese Zellen sind als die eigentlichen myrmecophilen Drüsenzellen anzusprechen, und wegen der großen Anzahl, die im Zipfel vorhanden ist, scheinen sie auch die alleinigen Träger der

Secretion zu sein. WASMANN hat nun diese Ausführgänge zwischen den Trichomen übersehen, wohl aber glaubt er feine Porenkanäle bemerkt zu haben, die in die Gruben der Haare einmünden. Trotz eifrigen Suchens konnte ich diese Kanäle nie finden, wohl aber zeigen sich nach Abschneiden der Trichome die Ausführgänge neben den Haaren.

In der Region der Seitenzipfel ist das Fettgewebe meist durch das Blutgewebe (im WASMANNschen Sinne) vertreten, dasselbe Gewebe, das nach WASMANN nur eine sekundäre Rolle als Exsudatgewebe spielt. Darin eingelagert findet man aber oft ein Gebilde — selten mehrere —, das durch seine bläschenförmige Struktur auffällt. Schon WASMANN stellte fest, daß es eine Übergangsform zum Fettkörper-

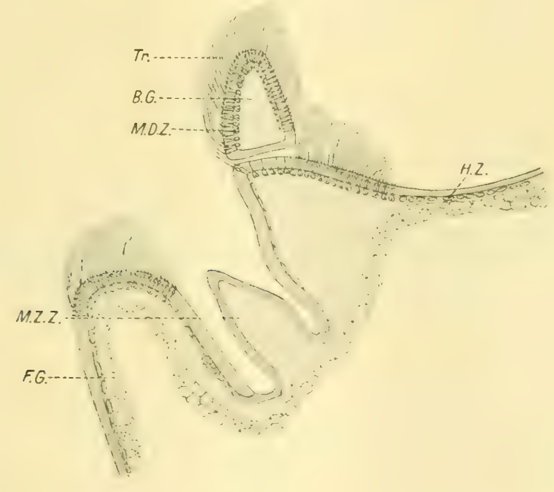


Fig. 4.

lappen bildet, und er hält es für eine modifizierte Fettkörperzelle. Da es aber von Nervenfäden durchzogen wird, und er bei den größeren dieser Zellen einen Sammelkanal bemerkt zu haben glaubt, so hält er sie für einzellige Drüsen (s. Fig. 3 *F.L.*). Ich konnte nie einen Sammelkanal beobachten, und auch die mehr centrale Lage im Seitenzipfel deutet darauf hin, daß es keine Drüsenzellen sind, sondern nur Reste von Fettgewebe. Daß WASMANN sie als Drüsen deutet, hängt auch mit seiner oben geschilderten Ansicht über den Ausführort des Exsudats zusammen. Er erwähnt ja den Seitenzipfel gar nicht, sondern schildert nur die Verhältnisse, wie sie an den Enden des Tergits und Sternits sich vorfinden (s. Fig. 4). Aber auch dort ist die Anordnung von Drüsen und Trichomen die gleiche wie im

Seitenzipfel. Der membranöse Zwischenzipfel hat nicht das geringste mit der Secretion zu tun. Er ist nichts andres, als eine Hautfalte, die als Gelenkfalte dient und verwandten Staphyliniden ebenso zukommt. Von einem Ausführgang war trotz eifrigen Suchens nichts zu finden, und die obigen histologischen Befunde bestärken die Ansicht nur, daß Wasmann sich getäuscht hat. Man kommt vielmehr zu folgendem Schluß. Das Fettgewebe bei *Lomechusa* und *Atemeles* hat mit der Secretion nichts zu tun. Es ist nur ein Nahrungsreservoir, das nicht myrmecophilen Formen ebenso zukommt wie den symphilen. Da es außerdem je nach der Jahreszeit verschieden stark ausgebildet ist, so wird diese Annahme nur noch bestärkt, da doch die Ameisen immer das Leckbedürfnis haben und auch ausüben. Es ergibt sich somit eine Übereinstimmung mit Krüger, der auf Grund der anatomischen Befunde bei *Claviger* dem Fettgewebe auch jede Bedeutung als Exsudatgewebe abspricht. Die Secretion erfolgt nur durch Drüsenzellen, die durch Poren direkt nach außen münden. Die Sinneshaare reizen nicht, wie Wasmann angibt, die seitlich ansitzenden Muskeln. Diese sind eine allgemeine Erscheinung unter allen Staphyliniden und dienen zur Hochhebung des Abdomens. Bekräftigt wird aber obige Behauptung noch dadurch, daß ja am Seitenzipfel, dem Hauptträger der Drüsen und Trichome, Muskeln überhaupt ganz fehlen. Vielmehr muß man sich das Secernieren der Zellen auf nervösem Wege erklären, worauf ja auch die Sinneshaare verweisen. Zugleich aber kommt diesen noch die Aufgabe zu, die Verdunstung des Exsudats zu befördern und den Mundwerkzeugen der Ameisen einen günstigen Angriffspunkt zum Lecken zu bieten. Wie weit sie als Transportorgane und als Schutz in Betracht kommen, wird unten erläutert werden.

Diese myrmecophilen Drüsen sind, wie schon aus ihrer Lage ersichtlich ist, umgewandelte Hypodermiszellen. Da nun die Ameisen nicht nur die Seitenzipfel, sondern bisweilen auch das ganze Tier belecken, so ist zu erwarten, daß auch an andern Stellen des Körpers sich derartige Zellen vorfinden. Schon eine schwache Vergrößerung zeigt, daß dorsal die Hypodermiszellen viel größer sind als ventral, und vor allem nimmt der Kern in den dorsalen an Größe zu. Nähere Beobachtung ergab, daß die Zellen der langgestreckten Form der Drüsenzellen sich nähern, und daß etliche vollkommen zu Drüsen umgewandelt sind (s. Fig. 5). Der Ausführkanal ist in dem hier viel dünneren Chitin anfänglich sehr breit, verengert sich aber im äußeren Teil und mündet in eine kleine Grube, die man unter einer starken Lupe bei den Tieren schon in der Aufsicht sehen kann. Diese Drüsen

sind über das ganze Abdomen verteilt, aber auch das Halsschild zeigt ähnliche Gebilde (s. Fig. 6). Sie ähneln in der Form den normalen Hypodermiszellen mehr als die Drüsen des Abdomens; denn sie sind äußerst klein und zeigen noch wenig von der kolbenartigen Form. Beiden Zellarten, denen des Abdomens wie des Halsschildes, scheint eine myrmecophile Bedeutung nicht im gleichen Maße zuzukommen. Sie scheinen vielmehr nach Art von Schmierdrüsen das charakteristische fettglänzende Äußere unsrer Symphilen zu bedingen.

Da auch die Beine mit Trichomen besetzt sind, so ist von vornherein zu vermuten, daß sich auch hier Drüsenzellen befinden. In ihrer gesamten Anordnung gleichen sie völlig denen der Seitenzipfel, nur unterscheiden sie sich durch ihre geringere Größe.

Bereits WASMANN erwähnt, daß *Atemeles* und *Lomechusa* sowohl in der Morphologie als auch bezüglich der Histologie keine Unterschiede zeigen, und in den Hauptgrundzügen stimmen sie auch überein. Die Anordnung der Drüsen in den Seitenzipfeln ist genau so wie die bei

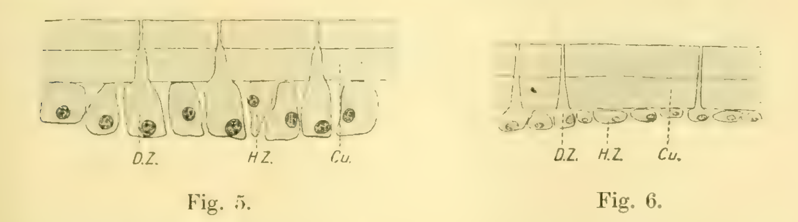


Fig. 5. Fig. 6.

Lomechusa, aber bereits an den hochgebogenen Rändern des Tergits und Sternits macht sich der Mangel an Trichomen geltend, und man findet oft mehrere Drüsen zusammen stehen, ehe sich ein Sinneshaar dazwischen einschiebt (s. Fig. 7). Bedeutender ist der Unterschied in den Drüsen der Abdominalsegmente. Während sich bei *Lomechusa* nur vereinzelt zwischen den Hypodermiszellen Drüsen befinden, zeigt sich hier in den beiden letzten Segmenten dorsal eine ununterbrochene Reihe von Drüsenzellen, die durch ihre Form sofort auffallen (s. Fig. 8). Sie stehen äußerst dicht beieinander, was wohl auch veranlaßt, daß sie die lange cylindrische Form angenommen haben. Der Ausführgang ähnelt wieder ganz dem von *Lomechusa*. Im unteren Teil ist er breit und verengt sich beim Übertritt in den äußeren Chitinteil auf ein Drittel seines ursprünglichen Volumens. Im dritten Segment ändert sich der Charakter der Zellen insofern, als sie jetzt weiter auseinanderrücken, und so Platz für Sinneshaare geschaffen wird. Von den echten Trichomen unterscheiden sich diese vor allem durch ihre geringere

Größe (s. Fig. 9). Außerdem sind sie noch tiefer in das Chitin eingesenkt. Ein Nervenfaden von der Basis des Haares läßt sich auch hier bis zu einer Sinneszelle verfolgen. Die Hypodermiszellen im Abdomen sind wie bei *Lomechusa* länglich und flach, parallel zur Chitinschicht verlaufend. Doch macht sich bei *Atemeles* auch ventral schon bemerkbar, daß die Kerne der Hypodermiszellen an Größe zunehmen. Es ist das immer ein Charakteristikum der Drüsenzellen. Möglicherweise ist dies hier das erste Stadium zur Umbildung in Drüsenzellen. Obgleich sich nun an den Beinen keine Trichome befinden, so kommen doch vereinzelt Drüsen und Sinneshärchen vor.

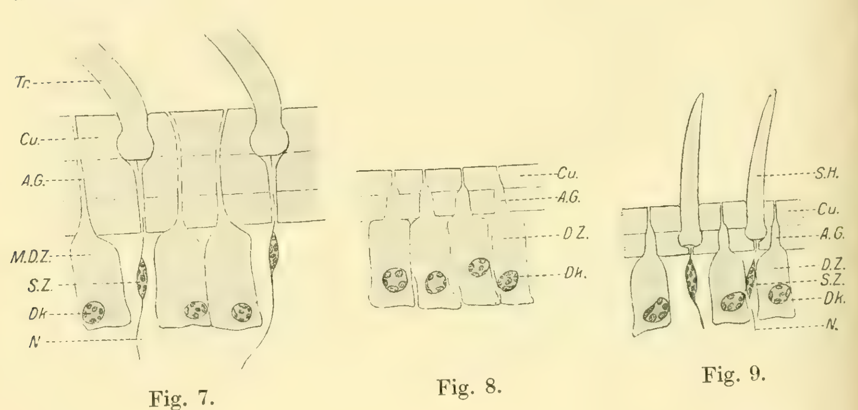


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

Der Gesamtunterschied in den myrmecophilen Anpassungscharakteren bei *Lomechusa* und *Atemeles* ist demnach nur ein ganz unbedeutender und nur auf den Mangel an Trichomen zurückzuführen. Das abdominale Drüsensystem aber, das ja für die Beleckung nur von sekundärer Bedeutung ist, weist bei *Atemeles* eine viel stärkere Ausbildung auf.

Die geschilderten Vorgänge legen die Frage nahe, ob sie Bildungen sui generis, also specifisch myrmecophile Anpassungen dieser beiden Gattungen repräsentieren, oder als homologe Bildungen — wenn auch in vereinfachter Form — den nicht myrmecophilen Verwandten zukommen. Es wurde schon erwähnt, daß die mächtige Ausbildung des Fettgewebes nichts Typisches für *Lomechusa* und *Atemeles* ist; denn alle nahen Verwandten und auch die ferner stehenden Staphyliniden zeigen den Fettkörper in gleicher Ausbildung. Um nun festzustellen, ob auch Hautdrüsen entwickelt sind, wurden vor allem die im System nächststehenden Formen untersucht. Insgesamt wurden folgende herausgegriffen, und zwar ist die systematische Anordnung zugrunde gelegt, die Reitter in seiner »Fauna germanica« innehält:

Unterfamilie: Aleocharinae.

1. *Aleochara spaticea* Er.
2. *Oxypoda longipes* Rey.
3. *Dinarda dentata* Grav.*
4. *Lomechusa strumosa* Grav.*
5. *Atemeles emarginatus* Payk.*
6. *Atemeles pubicollis* Bris.*
7. *Myrmedonia funesta* Grav.
8. *Atheta analis* Grav.
9. *Atheta fungi* L.
10. *Astilbus canaliculatus* F.*

Unterfamilie Tachyporinae.

1. *Conosoma pubescens* Grav.
2. *Tachyporus obtusus* L.
3. *Tachyporus chrysomelinus* L.
4. *Tachyporus hypnorum* L.
5. *Tachyporus nitidulus* F.
6. *Tachinus collaris* Grav.

Unterfamilie Staphylininae.

1. *Heterotops praevia* ab. *nigra* Kr.
2. *Quedius longicornis* Kr.
3. *Quedius ochripennis* var. *nigro-coerulea* Mén.*
4. Larve von 3.
5. *Staphylinus erythropterus* L.
6. *Staphylinus similis* F.
7. *Philonthus splendens* F.*
8. *Xantholinus linearis* Oliv.

Unterfamilie Paederinae.

1. *Lathrobium fulvipenne* Gr.
2. *Paederus litoralis* Grav.*

Unterfamilie Oxyporinae.

1. *Oxyporus rufus* L.

In der oben stehenden Tabelle wurden diejenigen Tiere, die mit Hautdrüsen versehen sind, mit einem Kreuz bezeichnet. Beginnen wir unsre Darstellung mit *Dinarda dentata*, so ist zu betonen, daß an der Stelle, die dem Seitenzipfel von *Lomechusa* homolog ist, man vereinzelt Sinneshaare und wohl ausgebildete Drüsenzellen findet.

Diese Drüsen unterscheiden sich von den Hypodermiszellen durch einen größeren Kern und vor allem durch eine größere Ausdehnung der Zelle. Die kolbenförmige Gestalt der myrmecophilen Drüsenzellen haben sie nicht. Aber auch die Anlage des membranösen Zwischenzipfels und des Seitenzipfels ist hier angedeutet. Zwischen Tergit und Sternit befindet sich ein Chitinstück, das von zwei kleinen Hautfalten begrenzt ist. Dieser chitinöse Teil hat sich bei *Lomechusa* und *Atemeles* zum Seitenzipfel, die Hautfalten zum membranösen Zwischenzipfel entwickelt. Interessant ist fernerhin, daß auch die Drüsen auf den Segmenten des Hinterleibes recht zahlreich sind. Ziemlich dicht stehen die kleinen Zellen beisammen, und sowohl Form wie Anordnung erinnern lebhaft an *Atemeles* (s. Fig. 10). Selbst in den Beinen sind vereinzelt Drüsen und Sinneshaare vorhanden.

Es macht fast den Eindruck, als ob *Dinarda* eine Mittelform zwischen einem Symphilen und einem nicht myrmecophilen Käfer sei, und in der Tat nimmt sie biologisch die gleiche Stellung ein. Sie ist ebenso wie *Lomechusa* ein regelmäßiger Gast in den Kolonien von *Formica sanguinea*, und doch gehört sie nur zu den Synoeken, d. h. den geduldeten Mitbewohnern der Kolonie. So nimmt sie gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen Symphilie und Nichtmyrmecophilie ein, die sich denn auch in den histologischen Befunden widerspiegelt.



Fig. 10.

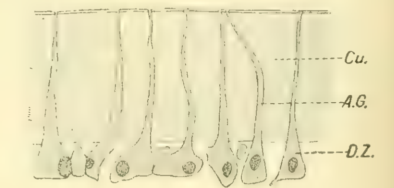


Fig. 11.

Von den aus der Unterfamilie der Aleocharinen untersuchten Formen weist nur noch *Astilbus canaliculatus* Hautdrüsen auf. Sie stehen ganz vereinzelt auf dem Abdomen und gleichen im großen und ganzen denen von *Dinarda*.

Ebenso gering ist die Anzahl der Drüsen, die bei *Quedius ochripennis* gefunden wurden. Interessant ist nur, daß sie im Kopf liegen.

Zahlreiche Hautdrüsen treten bei *Paederus litoralis* auf, die in ihrem Bau etwas abweichend von der gewöhnlichen Form sind (s. Fig. 11). Vor allem fällt auf, daß die Gänge, die ziemlich breit sind, nicht so regelmäßig verlaufen wie bei andern Drüsen, sondern in kleinen Krümmungen und Wendungen das Chitin durchsetzen. Man findet sie

häufig auf der Ventralseite des zweiten Segmentes, doch sind sie auch dorsal in geringerer Anzahl nachzuweisen.

Aus diesen kurzen vergleichend histologischen Bemerkungen ergeben sich interessante Schlüsse, die die myrmecophilen Anpassungen als sehr leicht erwerbbare Eigenschaften zeigen. Bei allen Staphyliniden wurden Sinneshaare in mehr oder wenig großer Anzahl gefunden. Es bedurfte also bei *Lomechusa* und *Atemeles* nur einer Vermehrung und Konzentrierung auf bestimmte Stellen, um die Trichombüschel heranzuzüchten. Die Hautdrüsen dagegen sind bei weitem nicht so verbreitet, und doch kommen sie ganz fernstehenden Formen zu, während nahe Verwandte sie nur zum Teil haben. Auffällig ist besonders das überaus reiche Auftreten der Hautdrüsen bei *Paederus litoralis*. Doch ist hier die biologische Bedeutung nicht schwer zu finden. Wie alle Staphyliniden hat auch *Paederus* die Gepflogenheit, das Abdomen oft hochzubiegen. Gerade am zweiten Abdominalsegment findet die größte Biegung statt; dabei greift das erste Segment mit seinen Rändern ungewöhnlich weit über das zweite. Dort befinden sich die Drüsen, die genau so weit reichen, als die Ränder des ersten Segmentes das zweite überragen. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Drüsen als Schmierdrüsen deutet, die das Gleiten des ersten Segmentes erleichtern sollen.

Dieses kurze Beispiel soll darauf hindeuten, daß Hypodermiszellen das Bestreben haben, sich leicht in Drüsenzellen umzuwandeln, wenn das Tier einen Vorteil dadurch erhält. Hier bei *Paederus* war es ein rein mechanischer Zweck, der die Veränderung hervorrief. Bei den Ameisengästen wurde ein Gleiches vollzogen im Dienste der Myrmecophilie.

Zu gleichem Resultate kommt H. Borgert in seiner Arbeit über »Die Hautdrüsen der Tracheaten«: »Die Fälle genügen, um zu zeigen, wie sehr selbst unter nahen Verwandten die Ausbildung der Hautdrüsen variiert . . Die Hautdrüsen kommen eben ganz nach dem Bedürfnis der einzelnen Arten zur Entwicklung.« — Es muß daher auffallen, daß *Dinarda* als naher Verwandter von *Lomechusa* und *Atemeles* zahlreiche Hautdrüsen hat, ohne daß sie beleckt wird. Es ist nicht unmöglich, daß sie auf dem Wege ist, ein echter Gast zu werden. Andre Vorbedingungen, die dazu einen großen Vorteil gewähren, sind auch vorhanden. Doch sollen diese weiter unten behandelt werden.

Es wurde schon angedeutet, daß Hand in Hand mit der Umwandlung der Hypodermiszellen eine Verdickung des Chitins geht; denn

die scharfen Mandibeln der Ameisen brachten leicht Verletzungen mit sich. Die Wirtstiere sind gewöhnt, ihre Artgenossen bei verschiedenen Anlässen, wie Gefahr usw., zu transportieren, und diese Gepflogenheit dehnte sich sogar auf ihre Gäste aus. Sicher war dies ein weiterer Anlaß, das Chitin zu stärken, und zwar mußte es da geschehen, wo die Ameisen hauptsächlich zugriffen. Infolge ihrer exponierten Lage und ihrer Größe ist das geeignetste Objekt der Seitenzipfel, und hier auch ist das Chitin doppelt so stark wie sonst am Abdomen. Wie aber ist das Chitin der verwandten Form beschaffen? Sind dort auch Veränderungen eingetreten, die durch besondere biologische Verhältnisse bedingt wurden? Es sei von vornherein gesagt, daß die Chitinschicht bei allen Tieren sehr variiert, insofern sie bald ziemlich dünn ist, bald wieder stärkere und festere Schichten aufweist. Ganz besonders abweichende Strukturen zeigt wiederum *Paederus*, die so auffallend sind, daß auf ihre

H.Z Ch.T. N.Ch.T.

Fig. 12.

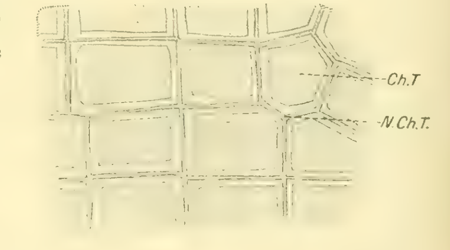


Fig. 13.

Beschreibung hier nicht verzichtet sei. Alle Segmente haben die schon erwähnte Eigentümlichkeit, daß sie weit über die nachfolgenden ragen. An diesen Stellen nun ist das einheitlich braune Band des Chitins in regelmäßigen Intervallen unterbrochen (s. Fig. 12). Die unterste membranartige Schicht setzt sich kegelförmig nach außen hin fort und erreicht zugespitzt die Oberfläche. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man eine feine parallele Schichtung, ganz entsprechend der normalen Chitinstruktur. Auch geht die Struktur durch die braunen Chitinteile ohne Unterbrechung fort. Dies stimmt überein mit den Angaben W. Biedermanns, der feststellt, daß Fibrillen benachbarter Felder sich ohne Unterbrechung durch Grenzlinien fortsetzen. Man muß annehmen, daß eine gleichmäßige Ausscheidung seitens der Matrixzellen vor sich ging; denn auch die Untersuchung dieser Zellen, die wie normale Hypodermiszellen gelagert sind, zeigt keine Größenunterschiede. Wichtig aber ist, in der Aufsicht das Chitin zu betrachten; denn dadurch wird erst klar, daß die nicht chitinisierten Teile gar keine Kegel sind, sondern fortlaufende trennende Wände, so daß man in der Aufsicht ein gewürfeltes Feld

erhält (s. Fig. 13). Mit Hämalaun gefärbt erscheinen die gelben Chitinfelder von einem mattblauen Rande umgeben, während der als Spitze erscheinende Teil des Kegels sich als scharfe blaue Linie kennzeichnet.

Ohne Zweifel muß hier ein biologisches Moment mitsprechen, daß diese Veränderung hervorruft, besonders da *Lathrobius* und *Oxyporus* in kleinem Maßstabe Ähnliches zeigen. Die zahlreichen Schmierdrüsen bei *Paederus* ließen schon darauf schließen, daß die Beweglichkeit des Abdomens möglichst erleichtert und erhöht werden soll. Es läßt sich denken, daß diese Durchstoßung des harten Chitins durch elastische Bänder wesentlich dazu beiträgt, die Beweglichkeit zu erhöhen und zu erleichtern.

Völlig anders aber ist das Chitin bei zwei Formen gestaltet, nämlich bei *Philonthus splendens* und *Heterotops praevia*. An den gleichen Stellen wie bei *Paederus* hat hier die Veränderung eingesetzt. Bei

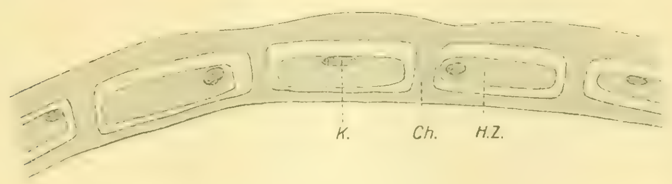


Fig. 14.

anderen Formen ist allein die Oberseite der überragenden Teile mit Chitin versehen, die Unterseite dagegen einfach durch eine membranöse Schicht abgegrenzt. Hier aber ist von den Matrixzellen nach allen Seiten hin Chitin ausgeschieden worden, so daß die einzelnen Zellen von einer Chitinkapsel umgeben sind (s. Fig. 14). Bei *Heterotops* liegen oft zwei Zellen in einer solchen Kammer, im allgemeinen aber ist jede Hypodermiszelle, die sich hier durch ihre Größe auszeichnet, gesondert gelagert. Fragt man nun nach einer biologischen Deutung, so kann man kaum die Elastizitätserhöhung mit heranziehen. Eher bedingt so eine allseitig ausgeschiedene Chitinschicht eine erhöhte Stabilität. Es ist nicht unmöglich, daß ein Schutzbedürfnis diese Anpassungen hervorgerufen hat. Da beide Tiere Fäulnisbewohner sind, werden sie unter Schmarotzern wie Milben usw., viel zu leiden haben. Gerade diese Stellen, die gewissermaßen Hautfalten bilden, bieten den Milben ein gutes Versteck und einen günstigen Angriffspunkt. Möglich ist es da wohl, daß die feindlichen Insulte diese allseitige Ausscheidung als einen Schutzpanzer hervorriefen.

Schreckdrüsensystem.

Es ist auffällig, daß WASMANN in seiner histologischen Arbeit über *Lomechusa* und *Atemeles* nicht das Geringste von einem großen Drüsensystem im Abdomen vermerkt. Dieses Gebilde ist viel mehr in die Augen fallend als die kleinen myrmecophilen Drüsen, und man könnte leicht versucht werden, es als myrmecophiles Organ anzusprechen, wenn nicht schon die Lage, die gar nichts mit den Trichomen zu tun hat, auf eine andre Funktion hinwiese. Die biologischen Beobachtungen aber zeigen einwandfrei, daß es sich hier um ein Abwehrorgan handelt, wie dies im biologischen Teil erläutert werden wird.

Unsrer Beschreibung mögen die Verhältnisse bei einem *Atemeles* zugrunde gelegt werden, der übrigens vollkommene Übereinstimmung

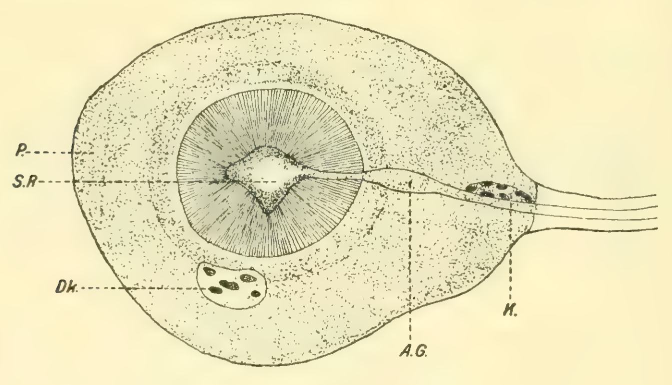


Fig. 15.

mit *Lomechusa* zeigt. Besonders gut geeignet sind zur Verfolgung des Systems Sagittalschnitte, da sich die Drüsen über mehr als zwei Segmente erstrecken. Im Anfang des vorletzten Abdominalsegmentes treten dorsal gelegene Zellgruppen auf, die durch ihre abnorme Größe sofort von der Umgebung abstechen. Besonders das drittletzte Segment ist ganz erfüllt von ihnen; denn hier liegen sie in kleinen Gruppen von drei und vier dicht zusammengeschart.

Sieht man diese Zellen unter starker Vergrößerung an, so bemerkt man im Innern ein kreisrundes Gebilde, an dem eine feine aber deutlich sichtbare radiäre Streifung auftritt (s. Fig. 15). Das Centrum selbst zeigt diese Streifung nicht, sondern hat einen Hohlraum, der mit einem durch Hämalaun stark färbbaren Sekret angefüllt ist. Von diesem Hohlraum aus geht ein dünner Kanal, der nach Verlassen des ge-

streiften Teiles sich flaschenförmig erweitert, um sich dann noch innerhalb der Zelle wieder zur normalen Breite zu verengen. Das Protoplasma dieser Zellen läßt um den centralen Teil einen schmalen hellen Ring erkennen, der wiederum seinerseits von einem dunkleren und breiteren eingefaßt ist. Der Kern ist ziemlich groß und fällt durch seine helle Färbung auf. Im Innern dagegen sind zahlreiche dunkle Chromatinkörner eingelagert. Die gesamte Zelle ist demnach eine typische Insektendrüsenzelle, wie sie andern Käfern, z. B. *Dytiscus marginalis* usw., auch zukommt. Nur ein Gebilde fällt im Gegensatz zu normalen Drüsenzellen auf, nämlich die Anwesenheit eines zweiten Kernes. Nahe der Austrittsstelle des Secretganges liegt dies längliche mit Chromatin reich angefüllte Gebilde, das einem typischen Kern gleicht. Nicht alle Zellen zeigen ihn; doch tritt er immerhin sehr häufig auf. Zunächst vermutete ich, daß sich eine dünne Membran finden ließe, die den Kern als zu einer zweiten Zelle gehörig erwiesen hätte. Aber trotz schärfster Vergrößerung und verschiedener Einbettungsverfahren der Schnitte war dergleichen nicht zu sehen. Wohl aber fiel auf, daß er ganz den Kernen ähnelt, die den Secretgängen ansitzen, die sich von den Zellen aus ziemlich weit erstrecken. Form und Gestalt ist dieselbe, auch die Lage an dem Ausführgang ist die gleiche. So kann man wohl annehmen, daß er zu den Ausführröhren gehört und erst sekundär in die Drüsenzelle gekommen ist.

Es wurde erwähnt, daß die Secret-

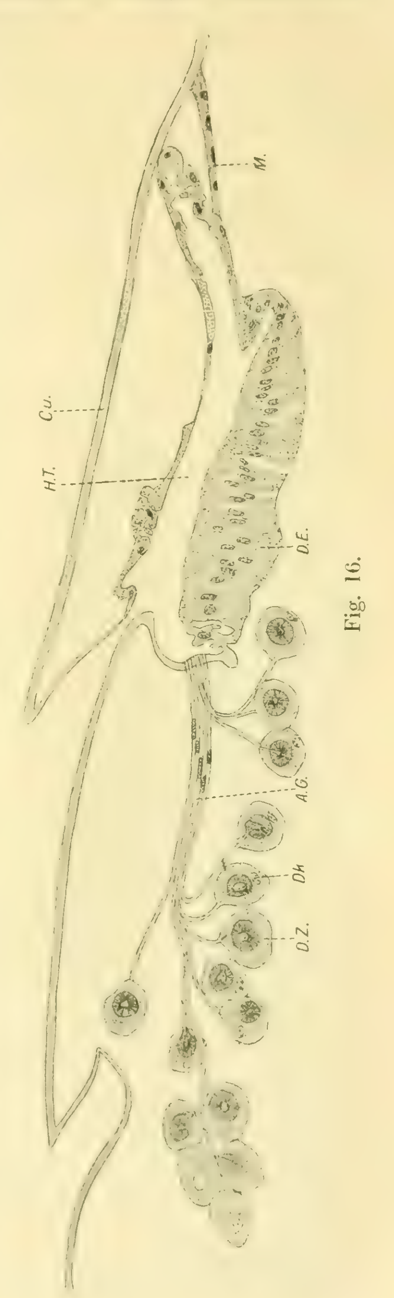


Fig. 16.

gänge sich weit verfolgen lassen, und in der Tat erstrecken sie sich durch das ganze drittletzte Segment (s. Fig. 16). Nach und nach vereinigen sie sich, so daß schließlich ein ganzes Bündel gemeinschaftlich in eine Hauttasche mündet. An der Einmündungsstelle zieht sich das Chitin des Tergits ein Stück ins Körperinnere, so daß die Ausführgänge der Drüsen dort das Chitin durchbohren müssen. Auch die Hauttasche zeichnet sich durch eine recht ansehnliche Größe aus. Es seien deshalb gleich die Maße angeführt, die wohl der beste Beweis sind, wenn man berücksichtigt, daß *Atemeles* selbst nur ein Tier von 4—5 mm ist. Die Längenausdehnung beträgt 230 μ, die Höhe 33 μ und die Breite 900 μ. Wenn man nun noch berücksichtigt, daß sich die Tasche im viertletzten Abdominalsegment befindet, an dem der Hinterleib sich bereits verjüngt, so kann man verstehen, daß auf Querschnitten dorsal fast die ganze Breite des Tieres von der Hauttasche eingenommen wird. Die Unterseite dieses Reservoirs ist von hohem cylinderartigem Epithel gebildet, das der Funktion nach wohl drüsig sein dürfte. Nach vorn aber flacht sich das Epithel ab und läuft in ein Band aus, das sich in scharfer Biegung rückwärts wendet und an dem überragenden Teil des viertletzten Segmentes endet. Es bleibt also zwischen den beiden Segmenten ein Spalt, der Eingang in die Hauttasche, frei. Am blinden Ende dieses Hohlraumes setzt ein feiner quergestreifter Muskel an, der dorsal von der Chitinschicht seinen Ursprung nimmt.

Nach diesen Befunden scheint die Tätigkeit dieser Drüsen folgendermaßen vor sich zu gehen. Die zahlreichen Drüsenzellen — es wurden bis 38 auf einem Querschnitt gezählt — sezernieren andauernd und lassen das Secret in die Hauttasche abfließen. Diese ist das Reservoir, das gegebenenfalls entleert werden kann. Wie die Entleerung vor sich geht, wird erst durch die biologischen Beobachtungen verständlich und soll im biologischen Teil der Arbeit behandelt werden.

Wie bei den myrmecophilen Drüsen nach ähnlichen Strukturen bei Verwandten gesucht wurde, so war es auch hier naheliegend, innerhalb der Staphylinidengruppe nach diesem mächtigen Drüsensystem zu forschen. Da bereits erwähnt wurde, daß *Lomechusa* ähnliche Verhältnisse wie *Atemeles* aufweist, war es von großem Interesse zu sehen, ob diese auffälligen Drüsen nur ein Merkmal der Myrmecophilen sind, oder ob es sich um ein typisches Merkmal innerhalb einer Gruppe handelt.

Es stellte sich denn auch heraus, daß bei folgenden das gleiche Drüsensystem vorhanden ist:

Aleochara spadicea Er.
Oxypoda longipes Rey.
Dinarda dentata Grav.
Myrmedonea funesta Grav.
Atheta fungi L.
Atheta analis Gr.
Astilbus canaliculatus F.

Gerade diese sind die nächsten Verwandten der Symphilen, und man darf wohl verallgemeinern und kann die Behauptung aufstellen, daß die gesamte Unterfamilie der Aleocharinae im Besitze dieser Drüsen ist. Nicht überall zwar ist die Anzahl der Drüsen so groß wie bei *Atemeles* und *Lomechusa*. Wohl aber liegen die Hauttasche, und die Drüsen stets in den gleichen Segmenten. Bei *Oxypoda*, *Aleochara*, *Dinarda* und *Atheta* ist der obere Teil der Hauttasche mit dem Chitin verwachsen, und nur am Ausführgang hängt ein kleiner Hautlappen vor, der scheinbar den Spalt abschließen soll, um ein Verdunsten des Secretes zu verhindern. Auch ist hier eine Veränderung in der Struktur der Tasche selbst eingetreten. Das Reservoir, das bei all diesen Formen viel tiefer ist, hat auf der unteren Seite nicht das hohe Cylinderepithel. Viel mehr tritt hier ein membranartiges Band auf, das bei manchen Formen höchstens eine kleine Verbreiterung zeigt. *Astilbus* ist die einzige der von mir untersuchten Formen, wo sich auch das Cylinderepithel vorfand. Von den andern Staphyliniden, die noch geschnitten wurden, zeigte keine auch nur ähnliche Gebilde. Große Drüsensysteme, die im Abdomen liegen, sind zwar von der Gattung *Staphylinus* und *Ocypus* bekannt. Es sind das die schon von Leydig beschriebenen Säckchen, die am analen Pol hervorgestülpt werden können, sie sind aber so anders geformt, daß man sie nicht hiermit in Beziehung bringen kann. Auch sind sie nicht der ganzen Unterfamilie der Staphylininae zu eigen; da die Formen, die hier untersucht wurden, sie nicht zeigten. Wohl aber fanden sich bei zwei Gattungen eigenartige Drüsensysteme im Thorax, die nicht unerwähnt bleiben sollen, da sie bisher noch nicht beschrieben wurden. Sie kommen bei *Heterotops praevia* und bei *Philonthus splendens* vor. Von letzterem, der ja durch seine Größe und Häufigkeit ein bequemes Objekt ist, sei dieses thoracale Drüsensystem beschrieben.

Hebt man bei einem *Philonthus* die Flügeldecken ab, so kann man lateral gelegen zwei große Gruben sehen, in deren Umkreis zahlreiche Haare stehen. Unter dieser Grube steht ein dichter Kranz von Drüsen-

zellen, die in ihrer Struktur interessante Einzelheiten zeigen (s. Fig. 17). Die Drüse selbst ist langgestreckt und hat flaschenförmige Gestalt. Der Kern, der der Chitinwand abgekehrt liegt, ist ungewöhnlich groß und zeichnet sich durch zahlreiche Chromatinkörner aus. Von ihm

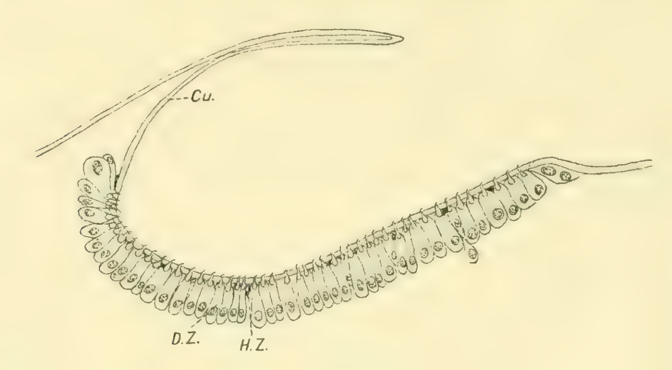


Fig. 17.

aus zieht im Protoplasma, das sonst in der ganzen Zelle gleichmäßig verteilt ist, ein dunkler Streifen, der den Eindruck erweckt, als ginge ein Gang nach einem kleinen Sammelreservoir, das direkt an das Chitin angrenzt. Dieses rundliche Reservoir ist durch Hämalaun stets stark gefärbt, nur in der Mitte unter der Chitinschicht zeigt sich ein heller Streifen, der in einen Ausführgang durch das Chitin mündet (s. Fig. 18). Das Chitin selbst ist den einzelnen Drüsen sehr günstig angepaßt; denn für jede Drüse wird durch Einsenkung eine Grube gebildet, und über diese erhebt sich als Deckel eine schräg stehende Schutzschuppe. Ob die Schuppen gelenkig sind, konnte mit Sicherheit nicht festgestellt werden. Es machte an manchen Stellen den Eindruck; doch spricht die überall gleiche Stellung der Schuppen auch dagegen. Zwischen den Drüsen finden sich häufig zellige Gebilde, deren Form sichtlich unter dem Einfluß der Drüsen steht. Das dichte Epithel drängt diese Zellen so zusammen, daß sie entweder ganz langgestreckt, dreieckig oder flach gedrückt werden. Stets zeichnen sie sich durch den Reichtum an Chromatin aus. Man geht wohl nicht fehl, wenn man sie für Hypodermiszellen hält, die nicht der Umwandlung in Drüsenzellen

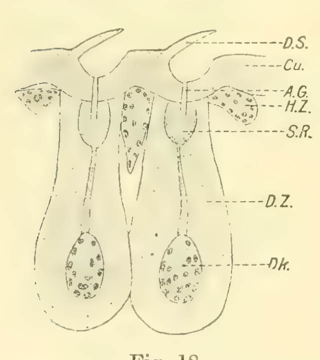


Fig. 18.

erlagen. Bei *Heterotops* ist die Anordnung des gesamten Systems und der einzelnen Drüsen die gleiche, nur sind diese nicht mit dem Sammelreservoir ausgestattet.

Über die Funktion dieser Drüsen etwas auszusagen, ist sehr schwer. Versuche, die angestellt wurden, ergaben keine Resultate. Man könnte annehmen, daß es eine Stinkdrüse ist, da sie ja beiden Geschlechtern zukommt, doch bemerkt man nie, wenn man *Philonthus* reizt, daß er die Flügeldecken hebt, um etwa das Secret dem Angreifer entgegenzuschleudern. Vielleicht bringen längere biologische Beobachtungen und Zuchtversuche darüber Aufschluß.

Biologie.

Besonderen Wert erhalten anatomische und histologische Untersuchungen erst dadurch, wenn wir sie in Beziehungen zu den Lebensgewohnheiten der Tiere bringen können. Es liegt also auch hier die Frage nahe, ob unsre Befunde betreffs der myrmecophilen Drüsen im Einklang stehen zu der Beleckung seitens der Ameisen.

Wasmann und andre Beobachter haben so oft das Belecken der Gäste durch die Ameisen beschrieben, daß es fast überflüssig erscheinen möchte, nochmals hierauf einzugehen. Aber wie schon Wasmann in seiner histologischen Untersuchung den Seitenzipfel nicht beachtet, so wird auch von keinem der Autoren beim Belecken näher auf diesen eingegangen. Es sei im folgenden eine Notiz meiner täglichen Beobachtungen mitgeteilt, die über die Bedeutung des Seitenzipfels gut Aufschluß gibt.

11. Oktober 1912. Eine *Formica sanguinea* kommt auf eine *Lomechusa* von vorn zu. Wie üblich tauschen die Tiere einige trillernde Fühlerschläge aus, und dann beginnt die Ameise mit der ihr so angenehmen Beschäftigung, dem Lecken. Nichts an dem Tier bleibt unberührt. Erst wird das Halsschild rasch beleckt, dann kommen die Flügeldecken an die Reihe und schließlich wird das Abdomen auf allen Seiten untersucht. Endlich ist sie in der Region der Seitenzipfel. Das scheint ihr eine bekannte Stelle zu sein; denn mit weit geöffneten Mundwerkzeugen umschließt sie gleich den ganzen Zipfel. Es scheint ihr außerordentlich zuzusagen, denn erst nach einer Viertelstunde ließ sie die *Lomechusa*, die weniger darüber erfreut schien, frei. Immer war zu beobachten, daß die Gäste nicht gerade willig sich einer so langen Prozedur unterzogen. — Diese einzige Beobachtung schon zeigt, welcher Wert dem Seitenzipfel zukommt. Während überall am Tier, also auch auf dem Abdomen, nur kurz darüberhin geleckt wurde,

so verweilte die Ameise am Seitenzipfel eine volle Viertelstunde. Da nun wiederholt das Gleiche auch an andern Individuen beobachtet wurde, so kann man wohl im Zusammenhang mit den morphologischen und histologischen Befunden als erwiesen ansehen, daß die Seitenzipfel die Hauptträger der Exsudation sind.

Es erübrigt sich also weiter auf diese Drüsen einzugehen, da die Beobachtungen von allen Autoren über die Beleckung im wesentlichen übereinstimmen. Wichtiger ist es, ausführlich zu begründen, welches die Funktion des andern Drüsensystems ist, das so vielen zukommt und so reich in seiner Ausbildung ist.

Von vielen Beobachtern sind Versuche darüber angestellt worden, wie sich unsre Ameisengäste den Wirten und fremden Ameisen gegenüber verhalten. Da sie aber nicht die histologischen Verhältnisse kannten, so wurde auf ihre vorzügliche Waffe, das große Drüsensystem, wenig Wert gelegt. Es war ihnen nur bekannt, daß eine *Lomechusa* einen Feind durch Hochbiegen des Abdomens abzuwehren versucht und zwar mit Hilfe eines Secretes, das aus dem After kommen sollte. Ich habe nun mit zahlreichen Ameisen Versuche angestellt und bemerke von vornherein, um Mißverständnissen entgegenzutreten, daß es sich nicht um eine Wiederholung der Versuche handelt, die Wasmann in seinen »internationalen Beziehungen der Gäste zu den Ameisen« angestellt hat. Dort ist ja der Endzweck die Aufnahme in die Kolonie, hier aber wurde nur auf das Verhalten der Gäste bei Begegnung mit Ameisen Wert gelegt, wie das im Freien oft genug der Fall sein wird. Es handelt sich also im Grunde genommen nur um einen Teil und zwar den ersten der internationalen Beziehungen. Es wurden daher auch die Versuche meist mit wenig Tieren ausgeführt, da ja über Aufnahme und Benehmen ganzen Kolonien gegenüber Wasmanns Arbeit vollen Aufschluß gibt.

Setzt man nun eine *Lomechusa* mit feindlichen Ameisen zusammen, so wird bei Angriffen stets der Hinterleib in die Höhe gebogen. Dabei befindet sich die Öffnung der Hauttasche ungefähr in Kopfhöhe, so daß das Secret über den Kopf weg den Gegner treffen muß. Die Leerung des Reservoirs ist wahrscheinlich durch Blutdruck zu erklären. Beim Hochbiegen des Abdomens wird bereits ein Druck auf das Reservoir ausgeübt, zu dem sich der Blutdruck gesellt und die Wirkung noch erhöht. Da nun noch ein Muskel ansetzt, so könnte man der Meinung sein, daß dieser durch Kontraktion zur Vermehrung des Druckes auf die Hauttasche beitrüge. Doch ist dies nicht so wahrscheinlich, weil er viel zu klein und die Hauttasche zu faltenreich ist. Vielmehr kommt

ihm die Aufgabe zu, das Herausstoßen der Hauttasche zu verhindern, wenn der Blutdruck allseitig auf sie wirkt.

Das Verhalten von Lomechusa zu fremden Ameisen.

Formica sanguinea.

Es wird vielleicht verwundern, daß sogar das eigne Wirtstier hier mit aufgeführt wird. Aber frisch gefangene Exemplare mit fremdem Nestgeruch werden nicht immer sofort freundlich begrüßt, wie nachfolgende Beobachtung zeigt. Vier Lomechusen werden in eine Kolonie gesetzt, die seit einem Vierteljahr ohne Gäste gewesen ist. Da die Lomechusen möglichst vorsichtig hineingebracht wurden, so war die Kolonie nicht in Aufregung. Zwanglos bewegten sich die Tiere unter den Ameisen. Nur eine *F. sanguinea*, die einem Gast etwas abseits von dem Gewühl begegnete, wurde erregt. Lebhaft schlug sie mit den Fühlern auf den Gast, der seinerseits besänftigend diese Begrüßung erwiederte, doch plötzlich wurde er von der *F. sanguinea* in den Fühler gebissen. Sofort bog sich sein Hinterleib in die Höhe. Ein einziger Schuß aus seiner Hauttasche und die *F. sanguinea* ergreift eiligst die Flucht, um im Gewühl zu verschwinden.

Formica fusca.

In einem besonders kleinen Beobachtungsnetz wurde eine *Lomechusa* zu wenigen *Formica fusca* gesetzt. Ungeniert marschierte das Tier auf die Ameisen zu, immer mit den Fühlern lebhafte Bewegungen ausführend. Das erste Tier, das ihr begegnete, macht sofort wütende Angriffe. Hiebartig erfolgen die Bisse nach den Beinen, trotzdem sucht die *Lomechusa* durch Fühlerschläge den Gegner zu beruhigen, jedoch ohne Erfolg. Als nun aber die *F. fusca* gar in die Fühler beißt, wird der Hinterleib hochgehoben und die Ameise so getroffen, daß sie wegtaumelt und mit eigenartig abgespreizten Beinen durch das Formicarium rutscht. Der Käfer ist ruhig auf seinem Platz geblieben; er zieht mit Hilfe des Vorderbeines den angegriffenen Fühler durch die Mundwerkzeuge und beschäftigt sich mit dieser Prozedur eine volle Viertelstunde.

Formica rufa.

Interessant war dieses Zusammentreffen, weil die Ameisen sich zu zweit auf den Eindringling stürzten und von hinten die Angriffe unternahmen. Eine *F. rufa* biß sich am Hinterleib fest und es bedurfte energischen Schüttelns und Hin- und Herbiegens des Abdomens,

um von dem gefährlichen Gegner freizukommen. Dann aber drehte sich die *Lomechusa* um. Ein kurzes Zittern ging durch das Tier, und eine Abwehrsalve wurde den beiden Angreifern entgegengeschleudert. Ein Tier ergriff sichtlich irritiert die Flucht, während das andre nochmals den Angriff eröffnete. Aber auch hier half ein zweiter Schuß sofort ab. Die Tiere, die nun aufgeregt im Formicarium umherlaufen, gehen bei geringster Berührung sofort der *Lomechusa* aus dem Wege.

Formica rufibarbis v. *fusca-rufibarbis.*

Das Verhalten ähnelt dem von *Formica fusca.* Nur schien das Secret hier nicht so stark wirksam zu sein; denn die Angriffe wurden mehreremals wiederholt, ehe die Ameisen den Gast in Ruhe ließen. Es ist zwar möglich, daß die *Lomechusa* nicht gleich richtig getroffen hat.

Lasius umbratus.

Zunächst läuft die *Lomechusa* ungestört zwischen den Ameisen umher. Zum Teil gehen diese sogar dem Tier aus dem Wege, teils aber kriechen sie völlig ungestört zwischen den Beinen durch; selbst als die *Lomechusa* in das dichteste Gewühl geht, werden die Tiere nicht aufgeregt. Nach einer halben Stunde endlich beginnen einige *Lasius* mit geöffneten Kiefern Angriffsversuche zu machen, die sich jedoch gegenüber dem dicken Chitinpanzer von *Lomechusa* völlig erfolglos erwiesen.

Lasius niger.

Die Ameisen scheinen äußerst furchtsam zu sein. Sie ergreifen immer die Flucht vor dem Tier, so daß nach einer halben Stunde der Versuch unterbrochen wird, weil kein näheres Zusammentreffen mehr stattfindet.

Lasius fuliginosus.

Beide Teile, sowohl *Lomechusa* wie die *Lasius*, sitzen ruhig im Nest und nehmen voneinander zuerst nicht die geringste Notiz. Nach 10 Minuten beginnen sie mit ihren Streifzügen, doch kommt es zunächst zu keinem näheren Zusammentreffen, weil alle Ameisen der Begegnung aus dem Wege gehen. Endlich wagt sich eine Ameise vor und kommt mit Fühlerschlägen auf den Gast zu. Sie betrillert ihn einmal, aber schon nimmt die *Lomechusa* ihre drohende Kampfstellung ein, und nach Abgabe einer Salve geht die Ameise ohne besondere Schreckanzeigen ruhig weg. Der Vorgang wiederholt sich noch dreimal mit

andern Tieren, bis sie schließlich der *Lomechusa* keine Beachtung mehr schenken.

Camponotus herculaneus.

Es war zu erwarten, daß unsre größte Ameise sich den Lomechusen gegenüber mutig und tapfer zeigen würde, aber eigentümlicherweise schrecken die Tiere stets vor dem Käfer zurück, ohne daß dieser sein Secret ausgespritzt hat. Mehrere Minuten vergehen so, bis die *Lomechusa* selbst ihre Wanderung unternimmt. Sie geht mitten auf die größte Gruppe der Ameisen los und betrillert die ihr zunächst sitzende. Da kommt plötzlich Leben in die Tiere. Sie fahren auf und fallen mit wuchtigen Bissen über den Käfer her; vor allem beißen sie sich in den Beinen fest, und die *Lomechusa* gibt mehrere Schreckschüsse ab. Ein *Camponotus*, der getroffen wurde, läßt ein paar Minuten von den Angriffen ab, kommt aber bald wieder und beißt sich vorn am Fühler fest. Ein erneuter Schuß von seiten der *Lomechusa* hat eine außerordentliche Wirkung; denn der *Camponotus* war wie betäubt und taumelte seitwärts weg. Andre aber fielen erneut über den Gast, dessen Abwehrschüsse immer matter wurden; denn er hatte etwa 20mal seine Waffe gebraucht. Arg zerbissen ließen sie ihn dann liegen.

Myrmica laevinodis.

Nachdem die *Lomechusa* in das Nest gesetzt ist, unternimmt sie sofort Streifzüge durch das ganze Formicarium. Eine *Myrmica*, die ihr mit geöffneten Kiefern begegnet, wird rasch durch einige Fühlerschläge besänftigt und läßt den Gast unbehelligt. Andre wieder machen vor dem großen Eindringling Kehrt. Endlich kommt ein Tier von hinten und beißt die *Lomechusa* in das rechte Hinterbein. Es ist ihr das sichtlich unangenehm; denn in ganz verwunderlicher Verdrehung sucht sie den Hinterleib so seitlich zu biegen, daß die Drüsenöffnung in Richtung des Feindes ist. Sie erreicht auch ihren Zweck; denn das Tier verschwindet äußerst schnell aus ihrer Nähe. Der *Lomechusa* scheint der Aufenthalt bei diesen Gästen wenig zu behagen. Sie beginnt mit Flugversuchen. Dabei hebt sie die Elytren, steckt die häutigen Flügel hervor, und mit Hilfe des Abdomens werden alle Falten schön ausgestrichen und geglättet. Dann aber gibt sie die Flugversuche wieder auf und beginnt mit gleicher Geschicklichkeit die Flügel zusammenzulegen. Das Abdomen entwickelt hierbei eine solche Geschicklichkeit und Beweglichkeit, daß es vollkommen eine Extremität ersetzt. Bis an den Kopf sind die Tiere imstande, den Hinterleib zu biegen;

dabei werden die Flügel in die natürlichen Falten gelegt und sorgsam unter die Elytren geschoben. Ein leichter Druck auf die Flügeldecken beendet meist die Prozedur.

Polyergus rufescens.

Die Amazonenameise verhielt sich den Lomechusen gegenüber vollkommen indifferent. Es ist dies ja auch erklärlich, da sie so von ihren Sklaven abhängen, daß sie sogar den Wacht- und Soldatendienst trotz ihrer langen Kiefern diesen überlassen. Als *Lomechusa* sich ihnen näherte, ergriffen sie alle die Flucht.

Es würde ermüden, die zahlreichen Versuche, die mit *Atemeles* und *Dinarda* angestellt wurden, einzeln aufzuzählen. Meist ist das Resultat das gleiche. Es sei aber das eine betont. Das Hochtragen des Hinterleibes bei diesen myrmecophilen Formen ist nicht nur dazu da, um eine Mimikry vorzutäuschen; denn sie wollen stets kampfbereit sein. Und nicht nur für fremde Ameisen ist die Abwehrdrüse berechnet, auch Insulte der eignen Wirte werden erwidert. Vor allem aber erscheint das Secret wichtig, wenn sie in eine neue Kolonie einwandern wollen. Man kann wohl annehmen, daß sie nicht von vornherein nur jene Kolonien finden, wo sie einer freundlichen Aufnahme gewiß sind. Vielmehr werden sie auch an solche kommen, wo ihnen der Tod sicher wäre. An den Nesteingängen aber treffen sie immer nur einige wenige Ameisen. Sind es nun Feinde, so wird wohl in den meisten Fällen ihre Abwehrdrüse genügen, um die Gegner zurückzuschrecken. Sie wendet sich dann einer neuen gastlicheren Kolonie zu, bis sie schließlich die Wirtsameise findet.

Aus obigen Versuchen ergab sich die eigenartige Tatsache, daß auf große Ameisen die Wirkung des Secrets viel besser und sicherer ist. Besonders bei *Formica fusca* war dies bei allen Versuchen auffallend, und man kann wohl geneigt sein, daß dies eine besondere Anpassung seitens der Symphilen ist. Durch die Größe und die gleiche Lebensart wie *Formica sanguinea* kann beim Aufsuchen einer neuen Kolonie sehr leicht eine Täuschung stattfinden, so daß ihre Waffe gegen diese Tiere besonders gut ausgebildet ist.

Den histologischen Befunden nach könnte man leicht der Meinung sein, daß die Öffnung der Hauttasche nicht gerade an einer günstigen Stelle liegt, weil Angriffe von hinten und von der Seite nicht so gut abgewehrt werden können. Die obigen Versuche belehren uns aber eines Besseren. Bisse in die Beine zum Beispiel bleiben sehr oft unbeachtet, weil ja hier das Chitin genug Schutz gewährt. Sehr empfind-

lich dagegen waren die Käfer, wenn sich eine Ameise in den Fühler festbiß. Daraus wird auch die Lage der Hauttasche verständlich, denn bei hochgebogenem Hinterleib trifft das Secret gerade den Gegner, der sich in Höhe der Fühler, dieser wichtigsten aller Sinnesorgane, befindet.

Hervorzuheben ist ferner, daß so viele Staphyliniden mit dem Drüsensystem ausgestattet sind und zwar gerade aus der Gruppe, die die meisten Vertreter als Ameisengäste stellt. Deshalb auch wurde angedeutet, daß *Dinarda* durch ihre Schreckdrüse prädestiniert, sehr wohl ein echter Gast werden kann, wenn ihr Hautdrüsensystem nur noch eine geringe Ausbildung erfährt.

Secret.

Interessant ist die Frage, ob sich über die Qualität des Secrets der Symphilen ein Aufschluß gewinnen läßt; denn bei der Bedeutung der Drüsensysteme muß man schon annehmen, daß die Käfer ein Secret produzieren, das auf Ameisen von ganz besonderer Wirkung ist.

Auch hier hat Wasmann einige Versuche angestellt, ohne jedoch zu einem befriedigenden Schluß zu kommen. Bei der Kleinheit der myrmecophilen Drüsen muß man wohl von vornherein sagen, daß ein chemisch-analytischer Weg hier ausgeschlossen ist. Mit unsern eignen Sinnesorganen aber, also Geschmack und Geruch, zu probieren, hat bei den myrmecophilen Drüsen auch wenig Erfolg; denn Wasmann gibt an, daß er beim Belecken der Trichome nichts geschmeckt habe, während ich auch wiederholt mit der Zunge die Trichome beleckt habe und im Gegensatz zu ihm doch einen süßlichen Geschmack bemerkt zu haben glaube. Es wäre das auch denkbar, daß in dem Secret Zucker enthalten ist, da ja bekanntlich Ameisen mit Vorliebe Süßigkeiten annehmen. Aber zweifellos ist das nicht der einzigste Bestandteil des Exsudats und die Annahme Wasmanns, ein ätherisches Öl könne das Secret sein, hat gewisse Berechtigung. Es wurden nun Versuche gemacht, um über die Löslichkeit des Exsudats etwas aussagen zu können. Bepinselt man dem Käfer die Trichome mit Äther oder Chloroform, so kleben sie aneinander. Diese Tiere nun wurden in das Formicarium gesetzt, um das Verhalten der Ameisen zu studieren. Etliche liefen darüber hinweg, andre wieder betrillerten sie mit den Fühlern, und schließlich kam eine, die zu lecken versuchte. Aber sofort, als sie die Trichome berührt hatte, ließ sie wieder davon ab. Der Versuch wurde mehrmals mit gleichem oder ähnlichem Erfolg wiederholt. Der Geruch des Chloroforms oder Äthers scheint die Tiere nicht abgehalten

zu haben; denn das Benehmen nach dem Betrillern deutet darauf hin, daß sie keineswegs gestört waren. Daß eine Ameise sogar zu lecken versuchte, bestärkt diese Annahme. Nun aber kann es zwei Möglichkeiten geben. Hörte die Ameise beim Leckversuch deshalb auf, weil das Secret gelöst war, oder weil noch Spuren des Chloroforms in den Trichomen hingen? Dies zu beantworten ist aus den obigen Versuchen nicht möglich. Läßt man die Lomechusen länger warten, ehe man sie in das Formicarium setzt, so ist ja die Wahrscheinlichkeit größer, daß das Lösungsmittel verflogen ist. Anderseits aber kann sich auch neues Exsudats ansammeln, und der Versuch zeigt wieder keinen Erfolg. In oben erwähnten Fällen wurde meist eine Viertelstunde vom Bepinseln an bis zum Einsetzen zu den Ameisen gewartet.

Die Ausdehnung des in ein ansehnliches Reservoir ausmündenden Schreckdrüsensystems läßt vermuten, daß man über seine biologische Bedeutung und über die Natur des Secretes schon eher zu exacten Schlüssen kommen kann. Wenige Tiere nur genügen, um das Secret auch uns zugänglich zu machen. Sperrt man mehrere Tiere in eine kleine Röhre und reizt sie noch durch Schütteln, so setzen sie sofort ihre Schreckdrüsen in Tätigkeit, die den Raum mit einem aromatisch riechenden Stoff erfüllen, der sich sehr rasch verflüchtigt. Der Geruch ist, wie mir von fachmännischer Seite wiederholt bestätigt wurde, sehr ähnlich oder fast gleich dem des Amylacetats oder des Methyl-Heptenons. Auf dieses chemisch irgendwelche Proben zu machen, ist bei der Schwierigkeit des Nachweises unmöglich. Es sei denn, daß man mehrere Tausende von Käfern zusammen verarbeiten könnte. Interessant aber ist es zu erproben, ob die genannten ätherischen Flüssigkeiten giftige Einwirkungen auf die Ameisen haben. Es wurden hier viele Versuche angestellt, die stets das gleiche Resultat ergaben, so daß es sich erübrigt, sie einzeln aufzuführen. Um bei den Versuchen möglichst schwache Quantitäten entsprechend dem Exsudat der Symphilen zu haben, wurde der Stopfen eines Glasröhrchens von etwa 5 cm Länge nur betupft mit dem Stopfen, der von den Flaschen der Flüssigkeiten genommen war. Zunächst wurden die Wirtsameisen selbst in die Röhrchen gesetzt; es ergab sich folgendes:

In beiden Gläsern benehmen sich die Ameisen höchst aufgeregt. Sie laufen mit geöffneten Kiefern hin und her und beißen auch ab und zu in den Kork. Nach 4 Minuten wird die Ameise, die im Amylacetatglase sitzt, matter. Sie fällt auf den Rücken, krümmt den Hinterleib ein, verrenkt die Glieder nach allen Richtungen und quält sich so noch 3 Minuten. Dann bleibt sie bewegungslos auf der Seite liegen.

Die andre *Formica sanguinea* in Methyl-Heptenon ist noch munter, während ihre Genossin im Amylacetat schon auf dem Rücken liegt, aber auch sie zeigt schon die ersten Spuren der Gifteinwirkung und stirbt unter gleichen Erscheinungen. Es erfolgte im Amylacetat nach 7 Minuten, im Methyl-Heptenon nach 9 Minuten der Tod.

Bei *Formica fusca* wurden gleiche Versuche angestellt, und obgleich der Geruch mittlerweile sich noch mehr verflüchtigen konnte, so starben auch hier die Tiere äußerst rasch. Im Amylacetat lebten sie nur 5 Minuten, im Methyl-Heptenon 13. — *Myrmica laevinodis* hielt es im Amylacetat 9 Minuten und im Methyl-Heptenon 12 Minuten aus. Auch wurden die Käfer selbst dem Geruch ausgesetzt und auch hier zeigte sich, wenn auch erst nach 20 bzw. 25 Minuten, daß die Einwirkung des Giftes tötlich für sie ist.

Selbstverständlich war es, die Dauerwirkung des Eigengeruches der Symphilen in seiner Wirkung auszuprobieren. In der oben beschriebenen Weise wurden 10 Käfer in einem Röhrchen gereizt. Nach 3 Minuten nahm ich sie heraus und steckte nun Ameisen hinein. Auch hier war das Benehmen ganz das gleiche wie bei den Versuchen mit Amylacetat und Methyl-Heptenon. Nur mußte man erwarten, daß entsprechend der schwächeren Konzentrierung des Geruches der Tod später erfolgen müßte. Und in der Tat starben die Tiere erst nach längerer Zeit. Die Durchschnittswerte sind:

Formica sanguinea	25 Minuten
Formica fusca	20 »
Myrmica laevinodis	27 »

Daß der Tod nicht durch Luftabschluß bewirkt wurde, zeigen Kontrollversuche in einer gleichgroßen Glasröhre, in der nach 7—8 Stunden die Tiere wohl etwas matt, aber noch lebensfähig herausgenommen wurden.

Es wurde oben erwähnt, daß bei allen Versuchen die Zahlen annähernd die gleichen sind. Doch läßt sich feststellen, daß Amylacetat die größere Wirkung auf Ameisen wie auf Käfer hat, und daß *Formica fusca* am ehesten der Einwirkung des Geruches in allen Fällen erlegen ist. Dies ist eine eigenartige Übereinstimmung mit den Versuchen, die betreffs der Wirkung der Schreckdrüse angestellt wurde. Auch dort zeigte sich, daß eine *Formica fusca*, von dem Schreckdrüsensecret getroffen, am meisten darunter zu leiden hatte.

Es liegt nun nahe, aus den obigen Versuchen, den Schluß zu ziehen, daß eine der beiden Flüssigkeiten in dem Abwehrsecret enthalten ist.

Da Amylacetat die stärkere Wirkung hat, auch der Geruch ihm etwas ähnlicher zu sein scheint, so kann man wohl annehmen, daß es sich im Secret befindet. Daß natürlich dieser Stoff nicht rein darin vorkommt, läßt sich schon daraus erkennen, daß das Secret nicht lediglich nach der oben erwähnten Flüssigkeit riecht. Es wäre dies auch ein ungewöhnliches Naturvorkommen; denn in fast allen Fällen, wo Secrete in Frage kommen, finden sich Gemische von verschiedenster Art. — Daß der Stoff auf die Symphilen selbst giftig wirkt, ist nicht verwunderlich. Es sei nur daran erinnert, daß Ameisen, die man in einem kleinen Behälter sehr stört, so viel Gift ausspritzen, daß sie in oft kurzer Zeit vom eignen Gift betäubt werden und oft genug sterben.

Wichtiger dagegen ist die Frage, die WASMANN angeschnitten hat. Er kannte auch diesen Geruch, den er allerdings für dem Fenchelöl ähnlich erklärte. Er sagt nun, daß dieser Geruch derselbe sei, wie der an den Trichomen, nur weit kräftiger. Eine feinere Dosis sei, ähnlich wie für uns der Alkohol und Tabak, angenehm für die Ameisen, während starke Mengen sie narkotisieren. Auch G. BRANDES nimmt für die Duft- und Stinkdrüsen von *Blaps* an, daß sie gleiches Secret produzieren. Für unsre Käfer dies zu bestimmen, ist schon deshalb sehr schwer, weil sie bei Berührung mit der Pinzette sofort die Schreckdrüsen in Tätigkeit setzen. Wiederholt wurden sie im Formicarium von mir und andern berochen, ohne daß ein Geruch wahrgenommen wurde. Er trat stets nur dann auf, wenn ein Grund zur Abwehr vorlag, und es ist sehr wahrscheinlich, daß WASMANN sich durch den schwachen Geruch eines einzelnen gereizten Käfers hat täuschen lassen. Es sei die Möglichkeit, daß es sich um ein identisches Secret handelt, nicht in Abrede gestellt, aber mindestens müßte es erst erwiesen werden.

Über die Entwicklung der Symphilie.

Nichts im Bereiche der Myrmecophilenkunde ist wohl so verschieden aufgefaßt worden, wie das der Entwicklung des Symphilieinstinktes. Und doch erscheint diese Symbiose keineswegs so kompliziert, wenn man die biologischen Tatsachen mit den histologischen Befunden in rechten Einklang bringt.

WASMANN nimmt an, daß das echte Gastverhältnis ein wechselseitiges Verhältnis ist, wobei die Hauptrolle eine »Amikalselektion« seitens der Ameisen spielt. »Die Amikalselektion ist nicht ein Überleben des Passendsten, sondern eine positive Auslese von seiten der Wirte gegenüber den Gästen.« Er begründet dies damit, daß sie ein Pärchen auslesen und zur Copula zulassen, während die andern, die

nicht geeignet sind, auswandern müssen. Er stützt sich bei diesen Behauptungen auf Beobachtungen, die er im Formicarium gemacht zu haben glaubt. Wenn man auch zugibt, daß in einem so kleinen Raume, wie es ein Formicarium doch immer ist, eine Kontrolle seitens der Ameisen über ihre brünstigen Gäste möglich wäre, so kann man aber unmöglich annehmen, daß bei ausgedehnten Kolonien im Freien ein gleiches der Fall ist. Schon das spricht dagegen, daß man oft beträchtliche Mengen von Tieren in einer Kolonie findet, die unmöglich nur von einem Pärchen abstammen. Dann aber wurden von mir wiederholt Copulationen von mehreren Pärchen zu gleicher Zeit im gleichen Formicarium beobachtet, ohne daß die Ameisen den Tieren besondere Aufmerksamkeit geschenkt hätten (s. Tab. S. 382, 3., 4., 5. April). Ein andrer Beobachter teilte mir mit, daß auch er in einer Kolonie im Freien acht Pärchen in Copula antraf. Alles das weist wohl darauf hin, daß eine »positive Auswahl«, eine »künstliche Zuchtwahl« eine unhaltbare Hypothese ist. — Die züchtende Wirkung der Amikalselektion soll der Symphilieinstinkt der Ameisen sein, so daß die echten Gäste »ein Züchtungsprodukt des Symphilieinstinktes ihrer Wirte vermittels der Amikalselektion darstellen«.

Durch obige Gegenbeweise kommt man zu wesentlich andern Schlüssen. Der Grund zur Symphilie ist nicht bei den Ameisen zu suchen, sondern einzig und allein bei den Gästen. Diese haben den Hauptvorteil, und auch sie allein haben die Anpassungscharaktere.

Noch heute ist *Lomechusa* wie *Atemeles* als Räuber anzusprechen; denn man kann des öfteren beobachten, daß Larven oder verletzte Puppen der Ameisen von ihnen angefressen werden; und diese räuberische Lebensweise ist bei vielen Staphyliniden ein so hervorstechender Zug, daß man ihn zweifellos für *Lomechusa* und *Atemeles* als eine alte Gepflogenheit annehmen darf. Hiervon muß man auch ausgehen, um das Eindringen dieser Staphyliniden in die Ameisenkolonie zu erklären. Nun war es eine gefährliche Sache, sich vor die scharfen Mandibeln der Ameisen zu wagen. Doch auch dagegen waren sie gesichert, weil ihnen die Schreckdrüse zur Verfügung stand, die für wenige Feinde stets genügt. Daß dies wiederum eine alte Erwerbung ist, die nicht durch die Myrmecophilie hervorgerufen ist, zeigt die Verbreitung unter den Verwandten nichtmyrmecophilen Formen. Ähnlich wie der Termitophile, *Orthogonius*, der vom Versteck aus die Termitenlarven frißt, wird *Lomechusa* auf Schleichwegen eingedrungen sein, um sich die Beute zu holen. Wie auch fremde Ameisen in Verkehr mit den

Koloniegenossen kommen, sowie sie den Nestgeruch haben, so werden auch *Lomechusa* und *Atemeles* durch den Nestgeruch bald zu einem geduldeten Einwohner, einem Synoeken, avanziert sein. Durch geschicktes Benehmen, wie Fühlerverkehr, und durch Mimikry — Hochtragen des Abdomens — ist das symbiotische Verhältnis nach und nach sicherer geworden, so daß es nur noch der Erwerbung eines angenehmen Secretes bedurfte, um in den jetzigen höchsten Grad der Symphilie zu kommen. Wie diese Drüsen entstanden sind, führt Escherich bei *Oxysoma* an: »Die Entstehung solcher Drüsen kann sehr wohl durch Naturzüchtung verständlich werden, da wir ja wissen, wie reich viele Insekten an Hautdrüsen sind, und es daher an Material für die Selektion nicht fehlte. Mit dem reichlicheren Auftreten der Sekrete verschwand die feindliche Haltung der Ameisen immer mehr und mehr, und an ihre Stelle trat allmählich eine freundliche Gesinnung.«

So ist der auch Vorgang bei unsern Symphilen zu erklären. Sie wandelten die Hypodermiszellen in Hautdrüsen an den Stellen um, welche den Ameisen leicht zugänglich waren und erwarben sich so einen Unterschlupf, wo sie immer Nahrung und Schutz fanden. Erleichtert wurde die Aufnahme durch den sozialen Sinn der Ameisen, die Tiere gleichen Geruches als zur Kolonie gehörig betrachten. Dieser Sinn, der so eng mit ihren Brutpflegeinstinkt verbunden ist, ließ sie auch die Pflege der Larve ihrer Gäste übernehmen. Aber alles dies war den Ameisen schon zu eigen. Die Gäste brauchten nur gegebene Verhältnisse auszunutzen. Die Ausbildung eines besonderen Instinktes anzunehmen, ist überflüssig und erschwert nur die an sich so einfach liegenden Tatsachen.

Fortpflanzung.

Bei dem großen Interesse, das man myrmecophilen Formen schon seit so langer Zeit entgegenbringt, müßte man eigentlich der Meinung sein, daß ihre Fortpflanzung allgemein bekannt ist. Wohl beschreiben auch viele der Autoren Larven in allen Stadien, aber nie findet man Angaben über Copulation und über Eiablage. Ja letztere ist noch nie beobachtet worden, so daß Wasmann für die Symphilen sogar Viviparität annimmt.

Längere Zeit war es mir möglich, 20 Pärchen von *Lomechusa* zu halten, die in ihrem Liebesleben so interessante Details zeigen, daß es von Interesse ist, die Beobachtungen mitzuteilen. Die erste beobachtete Copulation fand am 24. März in den Vormittagsstunden statt, und es sei hier gleich bemerkt, daß die meisten Copulationen von 10

bis 12 Uhr vormittags beobachtet wurden. Nachmittags waren nur selten die Pärchen zusammen anzutreffen.

Schon seit einigen Tagen bemerkte ich unter den Gästen des Formicariums eine eigentümliche Erregung. Öfters sah man zwei Lomechusen zusammensitzen und mit Fühlerschlägen sich eifrigst unterhalten. Da Männchen und Weibchen äußerlich nicht zu unterscheiden sind, so war ich zunächst nicht klar über die Bedeutung dieses Fühlerspieles. Endlich brachte der 24. März Aufklärung darüber: das Betrillern sollte nichts andres sein als das Liebeswerben des Männchens um das Weibchen. Oft ging auch ein Zittern durch den Körper des einen Tieres. Plötzlich wurde mit blitzartiger Geschwindigkeit der Penis hervorgestülpt und in das Weibchen eingeführt. Die Käfer saßen dicht aneinander; das Männchen hob das Abdomen schräg über das des Weibchens, bog es dann rasch herab und umklammerte das

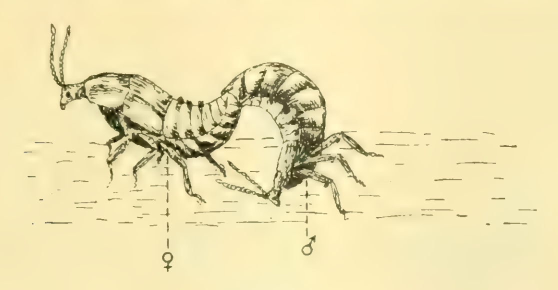


Fig. 19.

Hinterleibsende mit seinem Abdomen. Dabei überschlug es sich und kam in die eigenartige Lage, wie sie Fig. 19 darstellt. Die beiden Tiere blieben 5—10 Minuten ruhig, und man konnte nur mit Hilfe einer Lupe eine pumpende Bewegung im Körper des Männchens wahrnehmen. Nach dieser Zeit, die wohl die eigentliche Copulation darstellt, begann sich das Weibchen zu befreien, indem es das Männchen in dieser höchst unbequemen Lage durch das Formicarium schleppte. Das Männchen versuchte sich oft festzuhalten, um den ihm sicher lästigen Transport aufzuhalten, aber meist dauerte es 10 Minuten, ehe es frei kam. Das Verhalten der Ameisen zu den copulierenden Pärchen war ein höchst friedliches. Sie ließen die Tiere völlig in Ruhe, ja es konnte sogar einmal beobachtet werden, daß während des Aktes das Weibchen beleckt wurde. Nur einmal hielt eine Ameise das Männchen fest, als es durch das Nest geschleppt wurde. Die Tiere hatten viel Mühe voneinander loszukommen und benahmen sich daher äußerst auf-

fällig. Es kam eine *Formica sanguinea* hinzu, hielt das Männchen am Bein fest, und darauf löste sich die Verbindung.

Im folgenden sei gleich tabellarisch angegeben, wie oft die Copulationen bei 20 Paaren erfolgten.

24.	März	1	Copulation
29.	»	1	»
2.	April	1	»
3.	»	5	»
4.	»	8	»
5.	»	4	»
6.	»	1	»
7.	»	1	»
8.	»	1	»
10.	»	1	»
14.	»	1	»
15.	»	1	»
16.	»	1	»
17.	»	1	»
19.	»	1	»
30.	»	1	»

Es wurden insgesamt also 30 Copulationen beobachtet. Daß aber vielmehr stattgefunden haben, steht aus folgendem fest. Vier Pärchen wurden sofort nach der Copula isoliert, um die Eiablage feststellen zu können. Bei diesen Pärchen wurde wiederholt Copula beobachtet, so daß manche Pärchen bis dreimal den Akt vollzogen. Die Männchen sind dabei stets die Aktiven; denn oft genug wurde ihr Werben abgewiesen. Mehrmals ereignete es sich, daß das Weibchen von dem drängenden Männchen überrascht wurde, und der Penis so rasch eingeführt war, daß das Weibchen das Abdomen nicht wegziehen konnte. Stets erfolgte dann ein heftiger Kampf. Durch rasches Auf- und Abbewegen des Hinterleibes erreichte das Weibchen fast immer seinen Zweck, und das Männchen fiel dann im Bogen abgeschleudert etwas unsanft zur Erde. Als Kuriosum sei hier auch erwähnt, daß ein *Atemeles*-Männchen, das frisch gefangen einstweilen zu einem *Lomechusa*-Weibchen gesetzt wurde, sofort auf dieses losstürzte und es begatten wollte. Es wurde aber wie die andern Männchen nach einer Minute weit abgeschleudert. Überhaupt kann man feststellen, daß die männlichen Tiere äußerst brünstig sind; denn in ihrer sexuellen Erregung liefen sie oft einen halben Tag lang mit hervorgestülptem Penis umher,

und ähnlich wie bei Fröschen suchte oft ein Männchen das andre vom Weibchen wegzudrängen, selbst wenn diese schon in Copula waren.

Nach diesen zahlreichen Copulationen hätte man auch recht zahlreich Eier erwarten dürfen. Dem war aber nicht so. Die isolierten Pärchen hielten sich 8—14 Tage, fraßen auch selbständig und gingen doch ein. Das Abdomen wurde jedesmal geöffnet und zeigte dann eine eigentümliche Eintrocknung. In einem größeren Formicarium dagegen wurde am 12. April ein Weibchen beobachtet, das mit eigentümlich abgebogenem Hinterleib in einer Ecke saß. Unter der Lupe war am Abdomen ein matt-grünlichweißes Gebilde zu beobachten, das an einem Ästchen festgeklebt wurde. Es war verhältnismäßig groß und ist wohl mit Sicherheit als Ei anzusprechen; denn es hatte das typische Aussehen eines Insekteneies und unterschied sich von den Excrementen der Tiere völlig. Leider fiel es beim Herausnehmen aus dem Formicarium herunter und blieb trotz eifrigen Suchens verschwunden. Die Annahme WASMANNS, daß die Tiere vivipar sind, findet im Bau der Geschlechtsorgane keine Bestätigung, da die Präparation zahlreicher Weibchen in der Copulationszeit das normale Verhalten ergab. In keinem Falle war es möglich Eier mit Embryonen zu finden, die einen Rückschluß auf eine Viviparität gestattet hätten. Vielmehr kann man auf Grund der obigen Tatsachen nun mit Sicherheit annehmen, daß eine Eiablage stattfindet. Wahrscheinlich geht sie in den dunklen Stellen des Formicariums vor sich, wo man nicht beobachten kann, und vielleicht ist dies eine Ursache, daß die isolierten Pärchen aus Mangel an passender Gelegenheit die Eiablage nicht vollzogen.

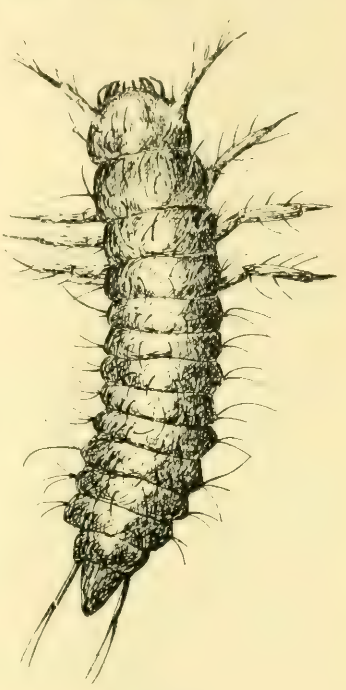


Fig. 20.

Am 15. April wurden die ersten Larven gesehen. Sie waren äußerst klein — etwa 1 mm —, aber trotzdem munter und sehr beweglich (s. Fig. 20). Das Wachstum ging rasch vor sich, wahrscheinlich ist dies bedingt durch die abnorm warmen Verhältnisse, die in meinen

Formicarien herrschten. Die weitere Entwicklung der Symphilen ist zur Genüge bekannt, und es erübrigt sich, hier darauf einzugehen. Daß die Tiere nach der Copulation noch längere Zeit leben, erhellt schon aus der Tatsache, daß man bis Ende Mai die Tiere in Ameisenkolonien fangen kann. Bereits Ende August trifft man die neue Generation.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1) Es wurde bei den myrmecophilen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* nachgewiesen, daß die Secrete, die von den Ameisen geleckt werden, von zahlreichen einzelligen Drüsen stammen. Diese Drüsen liegen in Zipfeln, die seitlich dem Abdomen ansitzen. Sie münden zwischen den Trichomen direkt nach außen.

2) Ferner befinden sich auf dem Abdomen zahlreiche Hautdrüsen, die verwandten Formen zum Teil auch zukommen. Für die Myrmecophilie scheinen sie von nebensächlicher Bedeutung zu sein, vielmehr dienen sie als Schmierdrüsen.

3) Das Exsudatgewebe im Wasmannschen Sinne ist nichts andres als typisches Fettgewebe, wie es der gesamten Familie der Staphyliniden zukommt. Mit der Exsudation hat es nichts zu tun.

4) Als Abwehrmittel besitzen die Symphilen ein Drüsensystem, das aus zahlreichen Einzeldrüsen und einem großen Reservoir besteht. Dieses liegt dorsal unter dem vierten Abdominalsegment und mündet zwischen dem dritten und vierten nach außen.

5) Diese Schreckdrüsen kommen der gesamten Unterfamilie der Aleocharinae zu.

6) Bei *Heterotops praevia* und *Philonthus splendens*, die unter andern als Vergleichsmaterial untersucht wurden, liegen unter den Flügeldecken zwei Gruben, die dicht mit drüsigem Epithel besetzt sind. Über die Funktion kann nichts näheres gesagt werden.

7) In zahlreichen Versuchen wurde die Wirkung der Schreckdrüse auf Ameisen untersucht. Sie dient als Abwehrmittel gegen Insulte seitens der Wirte und gegen fremde Ameisen, denen die Käfer beim Aufsuchen neuer Kolonien oft begegnen.

8) Das Secret der Schreckdrüse wirkt betäubend auf die Ameisen. Es stimmt im Geruch fast überein mit dem des Amylacetats oder des Methyl-Heptenons. Diese beiden Stoffe haben die gleiche Wirkung auf Ameisen wie das Secret der Schreckdrüse.

9) Die Entstehung der Symphilie beruht auf Anpassungen seitens der Gäste an die Ameisen. Erleichtert wurde die Einwanderung der Käfer in die Kolonie durch ihre Schutzmittel, die Schreckdrüse, die

ein altes Merkmal und keine myrmecophile Neuerwerbung abgibt. Aus dem ursprünglich nur geduldeten Einmieter wurde durch Erwerbung der myrmecophilen Drüsen der jetzt gepflegte Gast.

10) Die Copulation der *Lomechusa* erfolgt mehrere Male. Es copuliert nicht nur ein Pärchen, wie WASMANN annimmt, sondern oft mehrere zu gleicher Zeit, ohne daß die Ameisen sie dabei stören. Die Männchen sind sexuell äußerst erregt.

11) Die Symphilen pflanzen sich nicht vivipar fort, da in einem Falle Eiablage beobachtet wurde. Diese geht in den dunkelsten Ecken des Formicariums vor sich.

Leipzig, im Juni 1913.

Literatur.

1. A. BAUER, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. Leipzig 1910.
2. A. BERLESE, Insetti. Vol. I, II. Milano. 1909.
3. W. BIEDERMANN, Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen. Anat. Anz. Bd. XXI. 1912.
4. H. BLUNCK, Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. C.
5. H. BORGERT, Die Hautdrüsen der Tracheaten. Inaug.-Diss. Jena 1891.
6. G. BRANDES, Über Duftapparate bei Käfern. Zeitschr. f. Naturwiss. Stuttgart 1899.
7. EMERY, Über myrmecophile Insekten. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889 bis 1890.
8. ERICHSEN, Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Berlin 1858.
9. K. ESCHERICH, Die Ameise. Braunschweig 1906.
10. — Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909.
11. — Termiten auf Ceylon. Jena 1911.
12. — Biologische Studien über algerische Myrmecophilen. Biolog. Centralbl. Bd. XXII. 1902.
13. A. FOREL, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger andrer Insekten. München 1897.
14. GANGLBAUR, Die Käfer Mitteleuropas. II. 1895.
15. J. GEORGEWITSCH, Die Segmentaldrüsen von Ocypus. Zool. Anz. Bd. XXI. Leipzig 1898.
16. V. HAGENS, Die Gastfreundschaft der Ameisen. Jahresbericht d. naturw. Vereins f. Elberfeld. 1863.
17. R. HEYMONS, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Centralblatt. 1899.
18. NILS HOLMGREN, Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.

19. Nils Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1901.
20. — Termitenstudien. I. Anat. Unters. Kungl. Svensk. Vetenskaps Akad. Handel. Bd. XLIV. Nr. 3.
21. Krüger, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig. 1910.
22. F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. von Reichert u. Du Bois Reymond. 1855.
23. Reitter, Fauna Germanica. Käfer II. Stuttgart 1909.
24. C. Schenkling, Die deutsche Käferwelt. Leipzig.
25. F. Schimmer, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig 1909.
26. E. Wasmann, Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centralbl. Bd. IX. 1889.
27. — Vorbemerkungen zu den »Internationalen Beziehungen der Ameisengäste«. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.
28. — Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compt. rend. III. Congrès intern. Zool. Leyden 1896.
29. — Die psychischen Fähigkeiten d. Ameisen. Stuttgart 1899. Zoologica. Hft. 26.
30. — Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in Stammesentwicklung begriffen sind? Biolog. Centralbl. Bd. XXI.
31. — Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengästen. Biolog. Centralbl. Bd. XXIII.
32. — Beispiele recenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. Biolog. Centralbl. Bd. XXVI.
33. — Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. Biolog. Centralbl. Bd. XXX.
34. — Nils Holmgrens, Neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. Biolog. Centralbl. Bd. XXX.
35. Ritter v. Wielwiesjski, Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.

Erklärung der Bezeichnungen.

A.G, Ausführgang;
B.G, Blutgewebe;
Cu, Cuticula;
Ch.T, chitinisierter Teil;
D.K, Drüsenkern;
D.E, Drüsenepithel;
D.S, Deckschuppe;
F.G, Fettgewebe;
F.L, Fettgewebelappen;
H.T, Hauttasche;
H.Z, Hypodermiszelle;
K, Kern;
M.D.Z, myrmekophile Drüsenzelle;
M, Muskel;
M.Z.Z, membranöser Zwischenzipfel;
N, Nerv;
N.ch.T, nicht chitinisierter Teil;
P, Protoplasma;
S.H, Sinneshaare;
S.R, Sammelreservoir;
S.Z, Sinneszelle;
S.Zi, Seitenzipfel;
Tr., Trichome.

Die Körperdecke und die Drüsen von Dytiscus marginalis L.

Ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers.

Von

Alois Casper.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 44 Figuren im Text.

Einleitung.

Die nachfolgende Arbeit schließt sich an eine Reihe bereits in dieser Zeitschrift veröffentlichter Untersuchungen über die gröbere und feinere Morphologie des *Dytiscus marginalis* an, zumal an die von Euscher über das Chitinskelet und die von Hochreuther und Lehr über die Hautsinnesorgane. Außerdem ergeben sich Beziehungen zu der Arbeit von Bauer über die Muskulatur, insofern die durch die Insertion der Muskeln an der Körperwand hervorgerufene Modifikation der Hypodermis eine Untersuchung der Muskelinsertion erforderte. Diese wurde aber hier nur insoweit ausgeführt, als dies bei der in letzter Zeit vorgenommenen Bearbeitung dieses Gegenstandes an andern Objekten (aus dem Arthropodenreich) notwendig und wegen des Zusammenhanges in der vorliegenden Arbeit wünschenswert erschien.

Das zur Untersuchung verwandte Material wurde zum größten Teil im hiesigen Institut aus den Eiern aufgezogen. Nebenher wurden auch im Freien gefangene Käfer und Larven benutzt. Die Tiere wurden mit Zenkerscher Lösung sowie mit Sublimat-Alkohol-Eisessig und Flemmingschem Gemisch konserviert. Bei der Größe der Objekte war es notwendig, daß die älteren Larven (zweites und drittes Stadium), sowie Puppe und Käfer vor der Konservierung zerschnitten wurden, da sonst die Fixierungsflüssigkeiten nicht schnell genug eindringen konnten.

Die im Prothorax gelegenen Komplexdrüsen wurden mit einigen wenigen Schnitten möglichst rasch aus dem Käfer heraus präpariert und sofort in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. So wurde ein möglichst schnelles Einwirken des Fixierungsmittels auf die Drüse erreicht.

Die nach den üblichen Methoden in Paraffin eingebetteten Objekte zerlegte ich in 2—15 μ dicke Schnitte. Dieselben wurden mit Hämatoxylin nach Delafield, Nachfärbung mit Eosin, ferner mit Hämatoxylin nach Heidenhain und mit Safranin gefärbt. Das Chitin der alten Larven, sowie der harten Käfer bereitet beim Schneiden große Schwierigkeiten, so daß zuweilen Mastix zu Hilfe genommen werden mußte. Zur morphologischen Untersuchung der Komplexdrüsen des Käfers wurde hauptsächlich eine lückenlose Querschnittserie des ganzen Körpers eines jungen Käfers verwandt, der sofort nach seiner Häutung aus der Puppe konserviert worden war. Die zur Untersuchung der Prothoraxdrüsen und ihrer Secretion angewandte Methode wird weiter unten in dem betreffenden Kapitel dargestellt werden.

Anordnung des Stoffes.

A. Die Körperdecke.
- I. Die Hypodermis.
  - a. der Larve,
  - b. der Imago.
- II. Die Cuticula
  - a. der Larve,
  - b. der Puppe,
  - c. der Imago.
    1. Das Derma.
    2. Das Epiderma.
    3. Die Chitinzapfen der Elytren und des Pronotums.
    4. Die Chitinbildung und Entstehung der Strukturen.
- III. Die Muskelinsertion.

B. Die Drüsen.
- I. Die einzelligen Hautdrüsen
  - a. Vorkommen der Drüsen,
  - b. Bau der Drüsen.
- II. Die Drüsenpakete
  - a. 1. Typ,
  - b. 2. Typ,
  - c. 3. Typ.

A. Die Körperdecke.

Wie die Insekten selbst, oder die Arthropoden im allgemeinen, so hat auch ihre Körperdecke ein weitgehendes Interesse erregt, was sich in der großen Zahl der sich mit ihr beschäftigenden Untersuchungen zu erkennen gibt. Dieses Interesse ist durchaus gerechtfertigt, denn ihre Bildungen sind äußerst mannigfaltiger Natur. Selbst wenn man von ihren zahlreichen Differenzierungen wie Haaren, Schuppen und Sinneswerkzeugen absieht, so bleibt noch ihre Bedeutung als Schutzorgan des Körpers, als Skelet und Muskelstützpunkt. Dementsprechend sind auch gerade die Beziehungen der Körperdecke zum Skelet und zur Muskelinsertion besonders eingehend untersucht worden, so daß eine reiche Literatur über diesen Gegenstand vorliegt. Noch in jüngster Zeit sind eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche die Lösung der sich hier bietenden schwierigen Probleme versuchen; trotzdem sind durchaus noch nicht alle diesbezüglichen Fragen als gelöst zu betrachten.

I. Die Hypodermis.

Eine Grundlage aller Beschreibungen der Körperdecke und ihrer Modifizierungen muß das Studium der Hypodermis, des Mutterbodens jener Differenzierungen bilden. In der Tat finden sich denn auch sowohl in beinahe jeder monographischen oder anatomisch-histologischen Untersuchung eines Insekts, sowie in den speziellen Arbeiten über Differenzierungen der Körperdecke immer Angaben über die Hypo-

dermis. Diese selbst ist aber im ganzen Insektenreich ziemlich einheitlich gebaut, weshalb denn auch die vielen kurzen Literaturangaben im ganzen recht übereinstimmend lauten, so daß von ihrer Besprechung hier wohl abgesehen werden kann. Hinsichtlich ihres Baues zeigt die Hypodermis eines Insekts ein geradezu auffallend gleichförmiges Bild, bietet also nur sehr wenig Probleme; infolgedessen ist von einer Spezialliteratur kaum zu reden. Anders liegen die Verhältnisse in bezug auf die Physiologie der Hypodermis (z. B. Chitinbildung) und ihre Bildungsprodukte. Auf die zahlreichen einschlägigen Arbeiten soll weiter unten in den betreffenden Kapiteln eingegangen werden.

Die Körperdecke von *Dytiscus marginalis* besteht aus der Hypodermis und der ihr aufgelagerten Cuticula. Die Hypodermis ist eine einschichtige Lage von Zellen, welche die Körperoberfläche und alle ihre Einstülpungen in das Innere des Körpers überzieht. Sie ist die Matrix, welche das Chitin, die Cuticula, an ihrer Oberfläche abgeschieden hat. Nach innen ist die Hypodermis durch die Basalmembran abgegrenzt.

Während der Entwicklung des Käfers aus dem Embryo durch Larven- und Puppenstadium bis zur Imago erfährt die Hypodermis tiefgreifende Veränderungen. Ein besonders scharfer Unterschied besteht zwischen der Hypodermis der Larve einerseits und der Hypodermis der Imago und Puppe anderseits. Infolgedessen erscheint eine getrennte Besprechung der Körperdecke der Larve und Imago von Vorteil.

a. Die Hypodermis der Larve.

Die Hypodermis der Larve weist sowohl in den drei Altersstadien als auch in den einzelnen Körperregionen wechselnde Verhältnisse auf. Diese Verschiedenheiten sind jedoch nur geringfügiger Natur; infolgedessen bietet die Hypodermis der Larve im ganzen ein ziemlich einheitliches Bild. Die Höhe der Zellen richtet sich im allgemeinen nach der Mächtigkeit der abzuscheidenden Cuticula. Davon kann man sich ein Bild machen, wenn man eine Schnittserie durch eine Larve (z. B. zweites Stadium) durchsieht.

Die Hypodermis des Kopfes, des Thorax und der ersten Abdominalsegmente, also der besonders kräftig gepanzerten Körperabschnitte, ist gut entwickelt und übertrifft an Mächtigkeit die Hypodermis der letzten nur von einer dünnen Cuticula bedeckten Hinterleibsringe bei weitem. Das Epithel der zarten Schwimmbeine erreicht nur annähernd die Höhe der Hypodermis der letzten Abdominalsegmente. Dazu

kommt, daß auch in den einzelnen Segmenten des Körpers, z. B. in dem ersten Hinterleibsringe, ein geringer Höhenunterschied des Epithels unter der Rücken- und unter der Bauchdecke gelegentlich entwickelt ist. So war bei dieser Larve die Matrix des Tergit 27 μ hoch, die des Sternit 20 μ. Jedoch war in einem andern Falle das Epithel der ventralen Schiene stärker als das der dorsalen. Es scheinen also bei den einzelnen Individuen geringe Schwankungen in der Höhe der Hypodermis der verschiedenen Partien der Körperdecke vorhanden zu sein. Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß die Hypodermis der Gelenkhaut, welche die Verbindung der teleskopartig ineinander geschobenen Segmente des Larvenkörpers (z. B. des Thorax) bewirkt, gleiche Höhe wie die Matrix der harten Rückendecke eines Thoraxsegmentes besitzt.

Bei dem Durchlaufen der drei Larvenstadien nimmt die Hypodermis mit wachsender Körpergröße an Mächtigkeit zu, wie folgende Maßangaben zeigen. Die Hypodermis des dritten Thoraxsegmentes einer Larve des ersten Stadiums besitzt im Durchschnitt eine Höhe von 7—9 μ, die eines zweiten Stadiums 10—15 μ und endlich die eines dritten 20—25 μ. Diese Zahlen sind Mittelwerte; schon oben war bemerkt worden, daß bei den einzelnen Individuen abweichende Verhältnisse vorliegen können.

Es haben sich also in bezug auf die Dicke der Hypodermis in den verschiedenen Körperregionen einer Larve nur geringe Unterschiede und in den aufeinander folgenden Altersstadien nur eine allmähliche Steigerung der Höhe ergeben. Diesem gleichförmigen Verhalten des Epithels entspricht eine weitgehende Übereinstimmung im Bau der Hypodermis der verschiedenen Körperregionen sowohl als der drei Larvenstadien.

Der typische histologische Bau der Hypodermis sei an Hand eines Querschnittes durch die dorsale Decke des ersten Abdominalsegments einer jungen Larve des dritten Stadiums näher untersucht (Fig. 1). Die Hypodermis (*H*) besteht aus mäßig hohen prismatischen Zellen, die meist dicht aneinander gelagert sind und sich gegeneinander abplatten. Gelegentlich war jedoch auch ein anderes Verhalten zu beobachten. Die Zellen des Epithels unter den seitlichen Partien der harten Rückendecke der Thoraxsegmente einer Larve des dritten Stadiums waren verhältnismäßig ungleich viel höher und schlanker als die Zellen unter dem medianen Teil des Notums. Zwischen benachbarten Zellen bestanden weite Zwischenräume. Da aber häufig die besonders stark gedehnten Zellen zerrissen waren, so möchte ich

es dahingestellt sein lassen, ob dieses abweichende Aussehen der betreffenden Stellen der Hypodermis durch Zerrung und Schrumpfung, die bei der Konservierung erfolgten, zu erklären ist. Überdies zeigte die Hypodermis der übrigen Regionen derselben Larve das als typisch beschriebnee Verhalten des Epithels. Zwischen benachbarten Zellen des Epithels sind die Zellgrenzen mehr oder weniger deutlich sichtbar (Fig. 1 *zg*).

Der helle bläschenförmige Kern liegt im unteren Teil der Zelle (*k*) der Basalmembran genähert; er besitzt ovale Gestalt und ist durch eine Membran gegen das Zellplasma deutlich abgegrenzt. Das Chromatin ist zum größten Teil zu einem unregelmäßig geformten Nucleolus

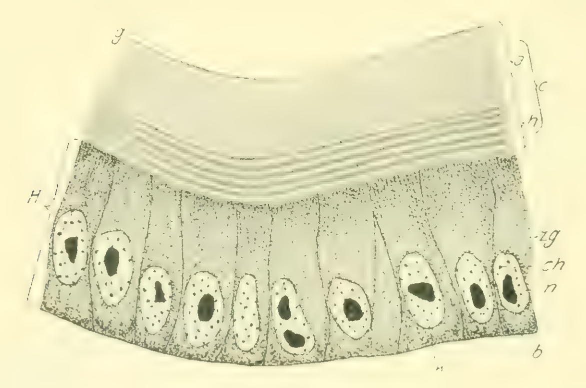


Fig. 1.

Querschnitt durch die Rückendecke des ersten Abdominalsegments einer Larve, 3. Stadium. *a*, Außenlage; *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *ch*, Chromatin; *g*, Grenzhäutchen; *h*, Hauptlage; [illegible] *H*, Hypodermiszelle; *k*, Kern; *n*, Nucleolus; *zg*, Zellgrenze. Vergr. 1050.

(*n*) oder zu zwei bis drei großen Klumpen vereinigt, die dann den Eindruck erwecken, als seien mehrere Nucleolen vorhanden. Der Rest des Chromatins ist in Form kleiner Körnchen (*ch*) über das Reticulum verteilt. Über die funktionelle Bedeutung dieses verschiedenen Verhaltens des Chromatins kann ich nichts aussagen, da in benachbarten Zellen der Kern bald einen großen Chromatinklumpen, bald zwei oder mehrere aufweisen kann.

Das Zellplasma besitzt anscheinend wabigen Bau. Besonders in der Umgebung des Kernes, in den mittleren Partien der Zelle, ist eine netzförmige Struktur schön ausgeprägt (Fig. 1). In dem der Basalmembran benachbarten Teil der Zelle ist diese Struktur nicht mehr zu erkennen, da hier das Plasma stark verdichtet und grob granuliert ist. Auch entlang den Zellgrenzen (*zg*) ist eine schwache

Verdichtung des Zellplasmas vorhanden. Der dem Chitin anliegende obere Teil der Zelle ist durch eine feine Längsstreifung des Plasmas ausgezeichnet. Diese Streifen stehen senkrecht auf der Cuticula und lassen sich bisweilen tief in die Zelle hinein bis auf die Höhe des Kernes verfolgen (Fig. 1, 1. Zelle v. links und 3. Zelle v. rechts). Auf diese Struktur wird weiter unten in einem andern Zusammenhang noch einmal zurückgekommen werden.

b. Die Hypodermis der Imago.

Die Hypodermis des Käfers weist entsprechend dem großen Unterschiede in der Stärke der Cuticula der einzelnen Körperregionen wechselnde Verhältnisse auf. Da das Epithel eines frisch geschlüpften Käfers seine höchste Entwicklung besitzt, während es mit zunehmendem Alter des Käfers der Degeneration verfällt, so wurde das Verhalten der Hypodermis an einer Querschnittserie durch einen jungen Käfer untersucht.

In der starkwandigen Kopfkapsel mißt die Hypodermis im Mittel 60—70 μ. Auch in den Kauwerkzeugen zeigen die Zellen keine Abweichung von dieser Durchschnittshöhe. Nur in den Fühlern und Tastern ist das Epithel entsprechend der dünneren Chitindecke flacher (30—40 μ). Unter dem außerordentlich harten Rückenschild erreicht die Hypodermis eine Höhe von 110 μ, und gegen die Ränder des Halsschildes hin steigert sie sich bis 200 μ, so daß der Raum zwischen dem Notum und seinen umgeschlagenen Rändern von dem Epithel ganz ausgefüllt wird (Fig. 16). Auch das Epithel unter Pleuren und Sternum erreicht eine durchschnittliche Höhe von 100 μ.

Die Hypodermis des Mesonotums ist flach; nur unter den verdickten Leisten und Ausstülpungen (Scutellum) dieses dünnen Skeletteils besitzt das Epithel größere Mächtigkeit. Pleuren und Sternum des zweiten Throraxsegmentes haben eine kräftig entwickelte Hypodermis (120—140 μ). Auch im Metathorax ist die Hypodermis des Notums mit Ausnahme einiger Stellen, die gerade unter besonders verdickten Partien dieses Skeletteiles liegen, flacher als die der Pleuren und des Sternums (140 μ).

Die Abdominalsegmente stimmen bis auf die letzten zwei im Verhalten der Hypodermis überein. Das Epithel der weichhäutigen Tergite mißt 10—20 μ, während die Matrix der Sternite eine Höhe von 70 μ erreicht. Die Rückendecke des siebenten und vornehmlich des achten Segmentes ist fester als die der übrigen Segmente. Entsprechend wächst die Dicke der Hypodermis bis zu 40 μ. Das Epithel

der Sternite dieser Segmente zeigt kein Abweichen vom Verhalten in den übrigen Hinterleibsringen.

In den drei Extremitätenpaaren stimmen die Maßverhältnisse der Hypodermis untereinander im wesentlichen überein. Die Coxa besitzt ein ebenso mächtiges Epithel wie die Pleuren und Sternite der Thoraxsegmente. In den Coxen des dritten Beinpaares, die mit dem Metasternum fest verwachsen sind, beträgt die Höhe des Epithels sogar 150 μ. In Trochanter, Femur und Tibia flacht sich die Hypodermis bis unter 40—20 μ ab. Die Hypodermis der Tarsalglieder ist infolge des reichen Haarbesatzes und unter den Saugscheiben des Männchens von ansehnlicher Höhe (100 μ).

Die gelenkige Verbindung des Kopfes mit dem Thorax und der Thoraxsegmente sowie der Abdominalsegmente untereinander wird durch dünne elastische chitinöse Gelenkhäute bewirkt. Die Hypodermis dieser chitinösen Häute ist sehr flach und durchschnittlich nur 5—10 μ hoch.

Da in der Puppe, besonders in reifen Exemplaren, die Hypodermis annähernd gleiches Verhalten zeigt wie bei der Imago, so würde eine eingehende Besprechung der Matrix der Puppencuticula kaum wesentlich Neues liefern. Nur eine Tatsache verdient erwähnt zu werden. Da die Rückendecke des Abdomens eine festere Chitindecke besitzt als beim Käfer, so ist auch die Hypodermis der Tergite der Hinterleibsringe der Puppe im Gegensatz zu der des Käfers wohl entwickelt (45—55 μ).

Diesen außerordentlich starken Schwankungen der Dicke der Hypodermis der Imago steht ein starres Festhalten an einem Grundtyp des histologischen Baues des Epithels in den verschiedenen Körperteilen gegenüber. Zur eingehenden Betrachtung der Hypodermis sei ein Schnitt durch eine ventrale Bauchschiene eines jungen Käfers gewählt, der die Puppenhülle noch nicht verlassen hat (Fig. 2). Die Zellen sind im Vergleich zu den Elementen der Hypodermis der Larve außerordentlich schlank und hoch. Zwischen benachbarten Zellen sind fast immer Zwischenräume vorhanden, so daß sich die Zellen nur mit ihren oberen Enden und in der unmittelbaren Nachbarschaft der Basalmembran berühren. Diese Spalträume sind besonders dann stark entwickelt, wenn die Hypodermiszellen, wie z. B. unter dem Pronotum, die außerordentliche Höhe von 150—200 μ erlangen. In dem flacheren Epithel, etwa der Kopfkapsel, sind die Zellen gedrungener, der Zwischenraum ist auf einen schmalen Spalt zwischen benachbarten Zellen reduziert. Das Epithel der Gelenkhäute

läßt auch diese schmalen Spalträume zwischen den Zellen vollständig vermissen; die sehr flachen und eng aneinander gelagerten Zellen erinnern stark an die Hypodermis der Larven. Das Epithel der Gelenkhäute weicht also ziemlich weit von dem typischen Aussehen der Hypodermis der Imago ab. Die Zellgrenzen sind fast immer scharf ausgeprägt (*zg*).

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der einzelnen Zellen einer Partie der Hypodermis, die das normale Verhalten zeigt, also etwa der in Figur 2 dargestellten Matrix des Sternums eines mittleren Abdominalsegmentes eines Käfers, der im Begriff ist, aus der Puppe auszuschlüpfen.

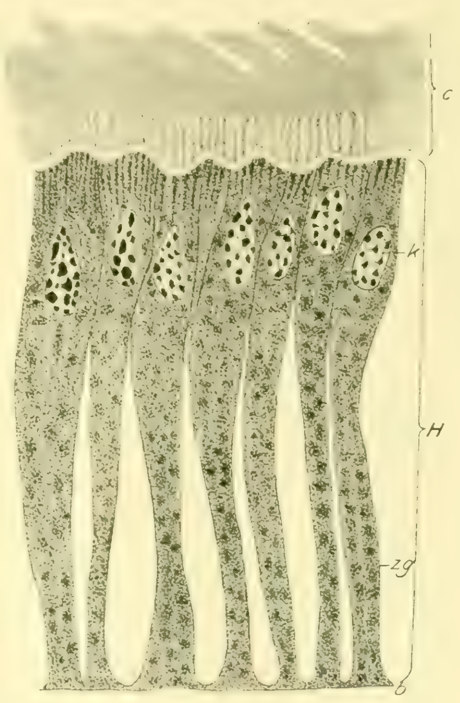


Fig. 2.
Lateraler Sagittalschnitt durch das Sternum eines mittleren Abdominalsegments eines jungen Käfers. *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula (in Bildung begriffen); *zg*, Zellgrenze; *k*, Kern. Vergr. 1050.

Das Plasma der Hypodermiszelle kann flockig erscheinen (Fig. 2) oder eine feine netzförmige Struktur besitzen (Fig. 15). Immer aber ist das Plasma des obersten Teiles der Zelle, der an die Cuticula grenzt, besonders dicht. Auch sind die feinen senkrecht auf der Cuticula stehenden Streifen des Plasmas in diesem Teile der Zelle besonders stark ausgeprägt. Zuweilen ist der untere Teil der Hypodermiszellen fast vollständig plasmafrei; ein dichterer Plasmabelag der Zellwandung und Basalmembran ist meist vorhanden. Den der Basalmembran benachbarten Teil der Zelle durchzieht aber nur ein sehr weitmaschiges dünnes Netz von feinen Protoplasmafäden. Ein solches Aussehen zeigten die Zellen z. B. auf einem Schnitt durch die ventrale Schiene eines Abdominalsegmentes (Fig. 17).

Die ovalen, gegen die Umgebung scharf abgegrenzten Kerne sind reich an Chromatin; dasselbe ist in zahlreichen Brocken (*ch*) von wechselnder Größe auf dem Kernnetz verteilt. Ein Nucleolus ist nicht

zu erkennen. Die Kerne (*k*) rücken besonders bei Zellen, die noch in der Bildung des Chitins begriffen sind, nahe an die Cuticula (*c*), wie das schon vor Jahren von KORSCHELT angegeben und als eine Anteilnahme an der Tätigkeit der Zelle gedeutet wurde (Fig. 2).

Dieses oben beschriebene Aussehen zeigt die Hypodermis nur bei jungen Käfern (frisch geschlüpft); bei älteren Exemplaren bietet sie ein ganz andres Bild. Wenn nämlich die Matrix die Cuticula fertig gebildet hat, so ist damit ihre vornehmste Aufgabe erfüllt. Sie erfährt alsdann eine allmähliche Reduktion, die sich dadurch zu erkennen gibt, daß die Zellen stark an Umfang und Höhe verlieren. Unter der Cuticula eines alten Käfers ist das Epithel so stark abgeplattet, daß man es nur noch an den reduzierten Kernen erkennt. Von der tiefgreifenden Veränderung, welche die Hypodermis eines Käfers während seines Lebens erfährt, geben die beiden Fig. 16 und 12 Zeugnis. Die hohe, kräftig entwickelte Hypodermis unter dem Pronotum eines jungen Käfers (Fig. 16) ist beim alten Tier (an der gleichen Stelle) zu einem flachen unscheinbaren Epithel zusammengesunken (Fig. 12 *H*).

Es hat sich in den obigen Ausführungen gezeigt, daß ein scharfer Unterschied zwischen der Hypodermis der Larven und der Hypodermis der Puppe und Imago besteht. Diese Gegensätze seien noch einmal gegenübergestellt. Das Epithel der Imago ist durchschnittlich bedeutend höher als das der Larve, abgesehen von dem Zurücktreten nach Erfüllen seiner Hauptfunktion. Während die Hypodermis der Larve nur geringe Schwankungen der Dicke in den verschiedenen Körperregionen zeigt, weist die der Imago stark wechselnde Verhältnisse auf. Das Epithel der Larve besteht aus mäßig hohen, meist dicht aneinander gedrängten Zellen; hingegen finden sich zwischen den hohen und schlanken Zellen der Körperdecke des Käfers Spalträume. Das Plasma der Hypodermiszellen der Larve zeigt häufig einen schön ausgeprägten waben- oder netzförmigen Bau, während diese Struktur beim Käfer nicht so klar hervortritt, weil das Plasma hier dichter, granuliert und flockig erscheint. Besonders scharf ist der Unterschied zwischen dem Kern der Larven- und der Käferhypodermis. Der Hypodermiszellkern der Larve besitzt einen Nucleolus oder zwei bis drei große unregelmäßig geformte Chromatinbrocken. Dagegen ist nur ganz wenig Chromatin in Form feiner Körnchen über das Reticulum verteilt. Der Hypodermiszellkern der Imago ist bedeutend chromatinreicher. Das Chromatin liegt in zahlreichen großen Brocken auf dem Reticulum verteilt; ein Nucleolus ist nicht sicher zu erkennen. Die Hypodermis der Larve nimmt beim Durchlaufen

der drei Altersstadien fortwährend an Mächtigkeit zu. Bei der Imago besitzt sie ihre höchste Entwicklung, wenn der Käfer aus der Puppe ausschlüpft. Nach Erfüllung ihrer Hauptfunktion, der Bildung des Chitinpanzers, verfällt sie einer starken Reduktion.

Im Anschluß an diese Ausführungen über die Hypodermis mögen noch einige Worte über die Basalmembran folgen.

Die Basalmembran (Fig. 2*b*) grenzt die Hypodermis nach innen ab. Die Epithelzellen sitzen ihr dicht auf. Sie bildet auf Schnitten (ventrale Bauchschiene) eine homogene, stark lichtbrechende Linie von mäßiger Dicke (Fig. 2*b*), an der ich selbst mit den stärksten Vergrößerungen keine Struktur erkennen konnte. Sie zeigt in allen Körperregionen durchaus das gleiche Verhalten. Es muß unentschieden bleiben, ob die Membran epithelialer oder bindegewebiger Natur ist.

In der Literatur wird diese Frage bald in dem einen bald in dem andern Sinne beantwortet. Dieser Zwiespalt der Meinungen spiegelt sich auch in den großen zusammenfassenden Darstellungen ab. Was speziell diese Verhältnisse bei den Insekten anbelangt, so ist z. B. BERLESE in »Gli Insetti« nicht in der Lage, dieser Frage gegenüber einen festen Standpunkt einzunehmen. Auch in der vergleichenden Untersuchung VIGNONS (Recherches de Cytologie générale sur les Epithéliums), die sowohl die Basalmembran bei Insekten, als auch in andern Tierklassen eingehend behandelt, bleibt diese Frage unentschieden. In einem zusammenfassenden Referat in den Ergebnissen der Anatom. u. Entw. -Gesch. »Epithelium« erklärt MERKEL alle Basalmembranen für Bindegewebe; zweifellos hat der Autor vorwiegend Objekte aus der Reihe der Wirbeltiere im Auge. Interessant ist nun, daß BONNET (wie aus einer Fußnote des MERKELschen Referats hervorgeht) dieselben Gebilde für Abscheidungen des Epithels hält.

Ist die Membran ein epitheliales Gebilde, so muß sie eine Absonderung oder Abscheidung ähnlich wie die Cuticula sein; sie wäre dann eine dünnere oder dickere homogene Lamelle, die allerdings wie BÜTSHLI und SUKATSCHOFF gezeigt haben, auch eine Struktur, nämlich die Struktur der geronnenen Substanzen, aufweisen kann.

Besitzt die Membran jedoch bindegewebigen Charakter, so muß sie durch Verschmelzung von Bindegewebszellen oder deren Fibrillen entstanden sein. Tatsächlich beschreibt MAYER in den Flügeln von Schmetterlingen und Motten eine Basalmembran, an der sich deutliche kleine Kerne finden. Die Membran ist also sicher bindegewebiger Natur.

Bei *Dytiscus* ist, wie oben schon gesagt wurde, an der Basalmem-

bran, selbst mit starken Systemen, keine Struktur zu erkennen. Dieser Umstand würde für eine Entstehung, Abscheidung, aus dem Epithel sprechen. Gegen eine Herausbildung aus Bindegewebe spricht, daß an der Membran keine Spur von Zellkernen oder Zellbezirken, oder eine Zusammensetzung aus Fibrillen zu erkennen ist. Anderseits kenne ich das Bindegewebe und sein Verhalten während der Entwicklung des Käfers zu wenig, um mit Sicherheit die Entstehung der Membran aus dem Bindegewebe zu verneinen.

II. Die Cuticula.

Wie schon vorher erwähnt wurde, hat die Körperdecke, besonders aber das Chitin des Arthropodenkörpers hinsichtlich seiner Struktur und seiner Entstehung von jeher das Interesse der Forscher erregt. Noch in letzter Zeit ist eine Arbeit von KAPZOV (1911) erschienen, »Untersuchungen über den feineren Bau der Insektencuticula«, die sich speziell das Studium der Cuticula der Coleopteren zur Aufgabe macht. Von gleicher Wichtigkeit ist BIEDERMANNS Arbeit »Geformte Secrete«, die ebenfalls eine sehr eingehende Beschreibung der Käfercuticula gibt, die aber darüber hinausgehend allgemeine Gesichtspunkte für die Beurteilung von geformten Zellprodukten sucht. In diesen beiden Arbeiten, besonders in der ersten, ist eine gute Zusammenstellung der älteren Literatur gegeben. BIEDERMANN bespricht die Arbeiten von H. MEYER 1842, LEYDIG 1855, SCHMIDT 1845, KÖLLICKER 1858, VALENTIN, V. EBNER 1882. KAPZOV referiert über die Arbeiten von MEYER, BERNHARD-DESCHAMPS 1844, SCHMIDT, LEYDIG, HÄCKEL 1857, KÖLLICKER, GRABER 1874, VIALLANES 1882, JAWOROWSKI 1885, SCHNEIDER 1887, CHATIN 1892, ZANDER 1897, JANET 1898, PANTEL 1898, VIGNON 1901, HOLMGREN 1902.

Hier soll darauf nicht wieder von Neuem, sondern nur soweit als unbedingt nötig eingegangen werden; hauptsächlich wird dies mit den Arbeiten von BIEDERMANN und KAPZOV geschehen. Die Ansichten dieser beiden Forscher über den feineren Bau der Insektencuticula gehen recht weit auseinander. BIEDERMANN nimmt an, daß die Chitindecke der Insekten aus sehr feinen Fibrillen aufgebaut ist, während KAPZOV dem Chitin einen wabigen Bau zuschreibt. In der Schilderung der gröberen Strukturverhältnisse stimmen beide Forscher überein.

a. Die Cuticula der Larve.

Der Körper der Larve von *Dytiscus marginalis* zerfällt in die drei Abschnitte, Kopf, Thorax und Abdomen. Der Kopf wird von einer

festen Chitinkapsel umhüllt. Die Cuticula eines Thorax- oder Abdominalsegmentes bildet einen Ring. Das Tergit, die Rückenplatte, sowohl wie das Sternit, die Bauchplatte eines Segmentes, sind besonders stark chitinisierte Teile dieses Ringes. Seitlich werden die Tergite und Sternite durch eine Gelenkhaut verbunden. In dieser Gelenkhaut sind kleine Bezirke zu Chitinplatten erhärtet; sie werden als Pleuren bezeichnet. Die aufeinanderfolgenden Segmente des Körpers sind wie die Ringe eines Fernrohres miteinander verbunden, indem das hintere Segment mit seinem vorderen Rand unter das Ende des vorhergehenden Segmentes reicht. Eine Gelenkhaut verbindet die Skeletringe der beiden Segmente.

Die Chitindecke eines vorderen Abdominalsegmentes einer alten Larve des dritten Stadiums besitzt etwa folgende Dicke: das Tergit 150 μ, das Sternit 370 μ; die Gelenkhaut zwischen beiden 220 μ. Dennoch bestehen Tergit, Gelenkhaut und Sternit annähernd aus der gleichen Zahl von Lamellen; allerdings sind dieselben im Tergit dichter aufeinander gelagert als im Sternit. Da also die harten Skeletstücke aus gleichviel Lamellen wie die weichen Gelenkhäute bestehen, so erklärt sich auch das oben beschriebene Verhalten der Hypodermis der Larven. Die Matrix ist unter dem Tergit eines Abdominalsegmentes ebenso hoch, wie unter der Gelenkhaut zwischen Tergit und Sternit, weil sie zur Bildung des Tergit sowohl wie der Gelenkhaut die gleiche Zahl von Lamellen hervorbringen mußte.

Kopf, Thorax und die vorderen Abdominalsegmente sind kräftiger gepanzert als die letzten Bauchringe und die Extremitäten. Nach dem Eintritt in ein neues Larvenstadium, nach der Häutung, erfolgt die Neubildung der Cuticula, die ihre größte Dicke kurz vor der Häutung in ein neues Larvenstadium erreicht. In den drei aufeinanderfolgenden Larvenstadien steigert sich die maximale Dicke der Cuticula und erreicht ihren höchsten Grad vor der Verpuppung.

In allen drei Larvenstadien und in allen Regionen einer Larve besitzt die Cuticula im wesentlichen übereinstimmenden Bau. Querschnitte durch ein vorderes Abdominalsegment einer alten Larve (drittes Stadium) (Fig. 3) zeigen, daß sowohl die harten Platten, als auch die Gelenkhäute, aus übereinandergeschichteten Lamellen bestehen. Die Lamellen zeigen jedoch keineswegs gleiche Beschaffenheit in allen Körperregionen, vielmehr sind in dieser Beziehung in den verschiedenen Teilen des Panzers Unterschiede vorhanden.

Ein Querschnitt durch das Tergit eines Abdominalsegmentes einer

alten Larve (drittes Stadium) läßt in dem Chitin mehrere Schichten erkennen. Diese einzelnen Schichten bestehen ihrerseits aus einer Anzahl gleichartiger Lamellen, welche zu einer Lage vereinigt sind.

Die äußerste Schicht, nach Kapzov die »Außenlage« (Fig. 3*a*), besteht aus etwa zehn Lamellen, die an manchen Stellen des Panzers so dicht aufeinander gelagert sein können, daß die einzelnen Lamellen kaum zu erkennen sind. Am ungefärbten Schnitte ist die Außenlage durch einen gelblichen Farbton ausgezeichnet. Nach außen wird die Schicht durch ein sehr dünnes Häutchen (etwa 1 μ Dicke) begrenzt, das »Grenzhäutchen« Bütschlis (Fig. 3*g*). Dieses Häutchen ist, wie

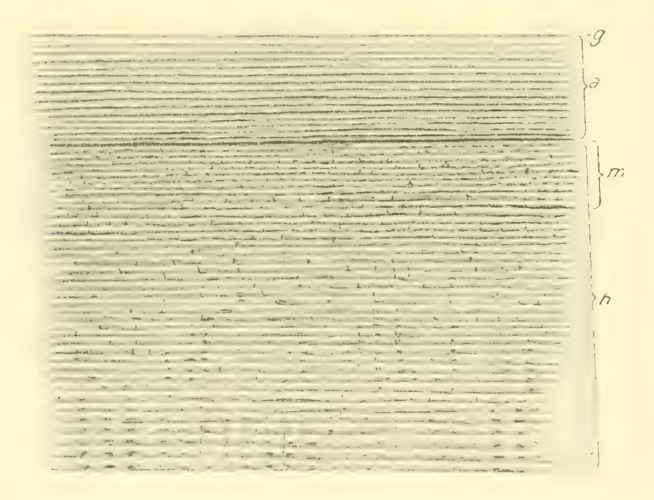


Fig. 3.
Querschnitt durch das Notum des Prothorax einer alten Larve drittes Stadium. *a*, Außenlage; *g*, Grenzhäutchen; *h*, Innenlage; *m*, Mittellage. Vergr. 600.

Bütschli gezeigt hat, in 35%iger HCl unlöslich, während die gesamten übrigen Lamellen sich beim Kochen in Salzsäure oder bei längerer Einwirkung der Säure in der Kälte lösen. Kapzov beschrieb außerhalb des Grenzhäutchens noch eine lockere Lage, die aus einem sehr losen Wabenwerk mit großen ungleichmäßigen Waben bestehen soll. Fig. 3 zeigt die Grenzlinie dieser Schicht, über deren Bedeutung auch Kapzov im Unklaren blieb. Gegen die tiefer gelegenen Lamellen ist die Außenlage scharf abgesetzt; starke Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin und Anilinfarben ist für sie charakteristisch.

Die unter der Außenlage gelegene »Innenlage« oder »Hauptlage« (Fig. 3 *h*) umfaßt die gesamten übrigen Lamellen bis hinab zu den Hypodermiszellen. Sie ist bei einer Dicke von 100 μ etwa sechsmal

so hoch wie die Außenlage. Sie besteht aus etwa 40 Schichten (Fig. 3 *h*). Diese Innenlage ist jedoch nicht durchweg gleichmäßig gebaut, sondern man kann eine obere dichtere Zone, die »Mittellage« (Fig. 3 *m*), und eine lockere untere Region unterscheiden. Die der Hypodermis aufliegenden Lamellen sind bedeutend dicker als die der oberen dichteren Zone. Die Außenlage ist leichter färbbar als die Innenlage. KAPZOV beschreibt das umgekehrte färberische Verhalten.

Nach KAPZOV soll »die Cuticula zuweilen auch zwei Mittellagen haben, z. B. folgendermaßen: Außenlage, Mittellage — eine dünne Schicht vom Charakter der innersten Lage —, dann wieder eine Mittellage, und endlich die Innenlage.«

Die Gelenkhaut zwischen Tergit und Sternit eines Abdominalsegmentes besteht aus einer stark gefalteten Außenlage mit Grenzhäutchen und lockerer Außenschicht und aus einer vollständig gleichmäßig gebauten Innenlage. Die Lamellen des Tergits gehen kontinuierlich in die der Gelenkhaut über; sie weichen jedoch in der Gelenkhaut etwas weiter auseinander, und dadurch wird die Dicke dieser Schicht im Vergleich zu der des Tergit bedeutend gesteigert.

Das Sternit eines Abdominalsegmentes läßt an Schnitten eine Außenlage erkennen, die auch von einem Grenzhäutchen abgeschlossen wird. Die außerordentlich stark entwickelte Hauptlage wird von sehr locker aufeinandergefügten Lamellen gebildet. Gegen die Hypodermis hin wächst die Dicke der Lamellen.

Die Rückenplatten der einzelnen Segmente zeigen in der Nähe der vorderen Kante eine in der Medianebene des Tieres verlaufende faltenförmige Vorwölbung der Cuticula in die Leibeshöhle hinein (Fig. 3, KAPZOV). KAPZOV bildet einen Schnitt durch diese Region ab, der sehr schön die halbkreisförmige Biegung aller Lamellen nach innen der Falte folgend erkennen läßt.

Diese Beschreibung des gröberen Aufbaues des Chitinpanzers der Larve deckt sich vollkommen mit den Ausführungen KAPZOVS über diesen Gegenstand. Dieser Autor hat dann weiterhin auch die feinsten Strukturen der einzelnen Lamellen untersucht; er kommt zu dem Schluß, »daß der feinere Bau des Chitins in den verschiedenen Schichten (oder Lagen) ein wechselnder, im Prinzip jedoch ein ausgesprochen wabiger ist«. Er entwickelt diese Auffassung vom Bau des Chitins, auf die zweifellos die Arbeiten seines Lehrers BÜTSCHLI stark eingewirkt haben, an Hand sehr klarer Zeichnungen. Eine Nachprüfung dieser Ausführungen liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Dennoch wurden dünne Schnitte (2 μ) durch das Chitin hergestellt, ohne

daß dasselbe vorher durch Maceration erweicht worden wäre. Die Schnitte wurden, wie KAPZOV angegeben hat, mit Eisenhämatoxylin nach BÜTSCHLI gefärbt. Die so erhaltenen Bilder waren aber leider nicht so klar wie KAPZOVS Zeichnungen. Wohl waren zwischen den einzelnen Lamellen feine Verbindungen zu erkennen. Die Lamellen schienen nach oben und unten fein ausgefranst zu sein, und die Fransen der übereinander liegenden Lamellen schienen sich zu vereinigen. Ob diese Fransen Wände eines sehr feinen Wabenwerks sind, wie es KAPZOV behauptet, wage ich nicht zu entscheiden, da ich mich auf Grund meiner Untersuchung der wenigen gelungenen Schnitte, die mir vorlagen, zu einer Kritik der KAPZOVschen Ausführungen nicht befähigt halte.

Bemerkenswert ist, daß diese senkrechten Verbindungen zwischen den Lamellen eine bedeutende Stärke erreichen können. Wenn diese Verbindungen, wie in den untersten Lamellen von Fig. 3 und in der Außenlage von Fig. 1 *a* in mehreren aufeinander folgenden Lamellen senkrecht übereinander stehen, so können sie (wie KAPZOV in seiner Fig. 2 abbildet) eine senkrechte Streifung hervorrufen, die fast den Eindruck der horizontalen Streifung überwiegt.

b. Die Cuticula der Puppe.

Die Cuticula der Puppe zeigt am ganzen Körper ein durchaus gleichförmiges Bild. Ihre Höhe beträgt in einer alten Puppe 30—40 μ, und nur auf der dorsalen Seite des Thorax steigt dieser Betrag bis zu 50—60 μ. Irgendwelche Differenzierungen an bestimmten Körperregionen, wie z. B. beim Käfer, sind nicht vorhanden.

Diese Einfachheit des Baues der Cuticula ist zweifellos eine Folge der Lebensweise der Puppe. Da die Puppe während ihres ganzen Lebens in der Erde vergraben liegt, bedarf sie nicht des dicken Panzers der Larve, um gegen Feinde geschützt zu sein. Anderseits liegt keine Veranlassung vor, irgendwelche Partien der Cuticula zu verstärken, um so etwa der Muskulatur wirksame Fixpunkte zu geben; die einzigen Bewegungen, welche die Puppe ausführt, sind Zuckungen des Abdomens.

Wie zu erwarten, zeigt auch der feinere Bau der Cuticula an allen Punkten denselben Typ. Derselbe soll an einem Schnitt durch die dorsale Decke eines Abdominalsegmentes erläutert werden (Fig. 4). Die Cuticula der Puppe besitzt im wesentlichen einen mit dem der Larve sehr übereinstimmenden Bau. Die Außenlage (*a*) mit etwa 10 bis 15 Lamellen ist die mächtigste Schicht der ganzen Körperdecke. Das Grenzhäutchen (Fig. 4 *g*) tritt auch hier an Schnitten als eine

stark lichtbrechende Linie hervor. Die Innenlage (*hp*) ist stark abgesetzt gegen die Außenlage. Die oberste Schicht der Innenlage, die Mittellage (*m*), ist außerordentlich fein strukturiert im Gegensatz zu der untersten Schicht, deren Lamellen eine bedeutende Dicke aufweisen (Fig. 4). Das Bild ist nach einem Schnitt durch die Rückendecke eines Abdominalsegmentes einer Puppe gezeichnet, die kurz

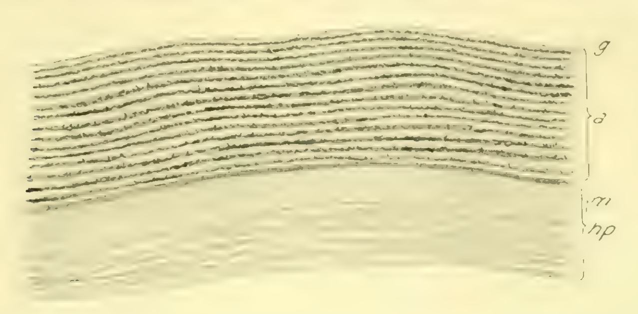


Fig. 4.

Schnitt durch die Cuticula der Rückendecke eines mittleren Abdominalsegmentes der Puppe. *a*, Außenlage; *g*, Grenzhäutchen; *hp*, Innenlage; *m*, Mittellage. Vergr. 950.

vor der Häutung steht; die alte Cuticula ist schon vom Körper abgehoben, die ersten Lagen der Käfercuticula sind bereits gebildet.

Ich lasse es dahingestellt, ob die Figur das normale Verhalten der untersten Schicht (*hp*) zeigt, oder ob diese Lamellen schon von der Häutungsflüssigkeit stark angegriffen worden sind. Plotnikow hat gezeigt, daß z. B. bei *Tenebrio molitor* der größte Teil des Dermas der alten Cuticula von der Häutungsflüssigkeit zerstört wird.

c. Die Cuticula der Imago.

Die gröbere Morphologie des Chitinskelets der Imago von *Dytiscus marginalis* ist schon von Euscher untersucht worden. Ein nochmaliges Eingehen auf diesen Gegenstand erübrigt sich also. In diesem Kapitel soll nur der feinere Bau des Chitins untersucht werden.

Über den feineren Bau der Cuticula der Imago von *Dytiscus marginalis* liegt bisher keine Beschreibung vor. Nur Köllicker macht einige Bemerkungen über die Elytren des Käfers, die weiter unten erwähnt werden sollen.

Wie zu erwarten war, zeigt die Cuticula unseres Käfers, von kleinen Verschideenheiten abgesehen, sehr ähnliche Verhältnisse des Aufbaues, wie sie von Biedermann bei *Lucanus cervus* z. B. klargelegt und von Kapzov an dem selben Objekt nachgeprüft worden sind. Zur Unter-

suchung des Baues der Cuticula wurden dünne (2 μ) Schnitte durch das Notum des Prothorax nach 24stündiger Maceration in 5%iger KOH hergestellt. Ferner wurden Flächenschnitte von Elytren und mit der Nadel abgezogene Lamellen untersucht.

Am Querschnitt durch die dorsale Chitindecke des Prothorax kann man zwei Schichten in dem Chitin erkennen, eine äußere dünne, braun gefärbte Lage, die Emailleschicht BIEDERMANNS oder das Epiderma nach BERLESE (epidermide) Fig. 8 *Ep* und eine innere bedeutend mächtigere Schicht, die Balkenschicht oder das Derma (BERLESE) Fig. 8 *D*.

1. Das Derma.

Das Derma besteht aus einer Reihe von übereinander geschichteten Lamellen, die sich mit starker Vergrößerung in feinere Elemente auflösen lassen. Jede einzelne Lamelle besteht aus Chitinstäben oder Bändern (*ba*), die dicht aneinander gereiht sind und alle dieselbe Verlaufsrichtung haben. Die Richtung der Balken in übereinanderliegenden Schichten ist um 60° gedreht, so daß von vier übereinanderliegenden Lamellen jedesmal die Elemente der ersten und vierten gleiche Richtung haben (Fig. 5). Diese Tatsache war bereits KÖLLICKER bekannt.

Der Querschnitt der Balken ist ein Rechteck, das auf der schmalen Kante steht. Die Ecken sind häufig abgerundet. Da aber der Schnitt in den meisten Fällen die Balken nicht senkrecht zur Verlaufsrichtung trifft, so ist die Schnittfläche sehr oft ein langgezogenes Rechteck, das auf der langen Kante liegt (Fig. 5). In den äußeren Lamellen sind die Chitinbänder dünner als in den tiefer gelegenen der Hypodermis benachbarten Lagen. Ihre Querschnitte sind aber keineswegs immer so regelmäßig begrenzt; die tieferen Schichten in Fig. 5 lassen die Mannigfaltigkeit der Form der Balken erkennen.

Für diese starken Veränderungen der Form der Querschnitte kann man vielleicht eine bestimmte Ursache angeben. Die Balken haben nur eine gewisse Länge; ihre Enden scheinen zugespitzt und unregelmäßig begrenzt zu sein. Es erklären sich vielleicht die Bilder in den unteren Lamellen von Fig. 5 so, daß der Schnitt hier gerade eine Stelle getroffen hat, wo die Balken einer Lage endigen. BIEDERMANN hat schon darauf aufmerksam gemacht, daß sogar in ein und derselben Lamelle die Richtung der Bänder sich ändern kann, ähnlich wie sie in übereinanderliegenden Lagen wechselt. Wenn man in einem Querschnitt auf einen Balken einstellt, der vollständig längs getroffen ist, so kann man zuweilen bei tiefer Einstellung eine schwache verticale

Streifung in dem horizontal gestreiften Chitinstab erkennen. Diese senkrechten Streifen sind die Kanten der Querschnitte von Balken, die hinter dem längsgetroffenen liegen und gegen ihn unter einem Winkel von 60° geneigt sind.

Kapzov hat bei *Lucanus cervus* »zwischen den benachbarten Balken senkrecht zur Cuticulaoberfläche aufsteigende faserähnliche Gebilde« beschrieben. »Zerzupfte Schnitte zeigen, daß diese Fasern ganz flach sind, also eher flache Bänder darstellen. Diese Faserbündel verzweigen sich, umfassen die Balken, oder biegen um, und laufen nun den Schnittflächen parallel. Eigentümlich ist ihr Verhalten an Stellen, wo der Schnitt eine Balkenlage längs getroffen hat und zwischen zwei



Fig. 5.
Einige Balkenlagen aus dem Pronotum des Käfers (Querschnitt). *ba*, Balken. Vergr. 730.

benachbarten Balken hindurchgegangen ist. Die Faserbündel, welche in der angrenzenden Lage in den engen Spalten zwischen je zwei Balken verliefen, und daher schmal waren, breiten sich nun plötzlich aus, um sich dann wieder zu verengen oder zu verlieren. Es kommt auch vor, daß einige Elemente solcher Faserbündel der Schichtfläche parallel weiterziehen. In einigen Fällen schien es mir, als ob die Faserbündel der spitz ausgezogenen Balkenkante ihren Ursprung verdanken oder von ihr verstärkt werden.«

Auch Biedermann beschreibt derartige aufsteigende Fibrillen, z. B. bei *Dynastes hercules* als »rundliche Stränge oder glatte Bänder, die durch die übereinanderliegenden sich kreuzenden Spalträume gebildeten Porenkanäle erfüllen und die Schicht daher senkrecht durchsetzen. Durch solche, die einzelnen Lamellen gewissermaßen zu einem Ganzen verbindenden Fasern wird die Festigkeit solcher Chitinbildungen noch ganz wesentlich gesteigert.« Bei *Dytiscus* konnten diese aufsteigenden Fibrillen nicht sicher festgestellt werden. Nur bei jungen, in Bildung begriffenen Balkenlagen waren zwischen den einzelnen

Elementen Bündel von aufsteigenden Fibrillen zu erkennen, die in ihrem unteren Teil plasmatischer Natur sind und allmählich distalwärts in Chitin übergehen (Fig. 15). Auch KAPZOV läßt diese Fibrillen aus den feinen Plasmafortsätzen hervorgehen, die sich zwischen die Balkenanlagen hinein von den Hypodermiszellen aus erstrecken.

Betrachtet man einige Lamellen des Chitins, die mit der Nadel abgezogen worden sind (Fig. 6), so erkennt man, daß die

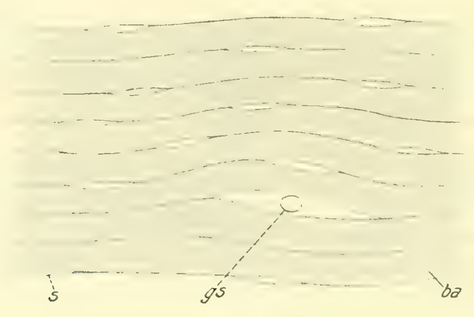


Fig. 6.

Aufsichtsbild auf eine isolierte Lamelle von der Elytre des Männchens. *ba*, Balken; *gs*, großer Spaltraum mit Ausführungsgang einer einzelligen Hautdrüse; *s*, Spaltraum. Vergr. 530.

Balken (*ba*) sehr dicht nebeneinander verlaufen (Fig. 6). Die Chitinbänder zeigen eine feine Längsstreifung, die nach BIEDERMANN auf eine Zusammensetzung aus äußerst dünnen Fäserchen schließen läßt. Nur

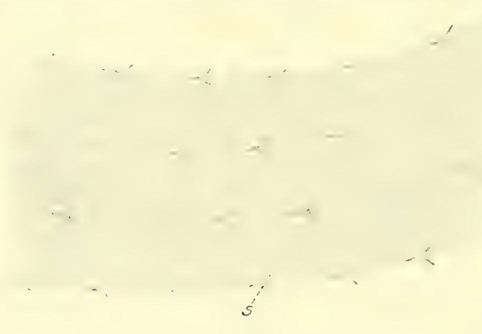


Fig. 7.

Drei übereinanderliegende Lamellen von der Elytre des Männchens. Die sich überdeckenden Spalträume *s* der drei Lamellen bilden die hellen Sternchen. Vergr. 800.

in gewissen Entfernungen treten schmale Spalten (*s*) zwischen den Balken auf, die durch ein Auseinanderweichen der Elemente an diesen Stellen bedingt sind. Die Längsachse dieser Zwischenräume stimmt mit der Verlaufsrichtung der Balken überein. Die Spalten sind in übereinanderliegenden Lamellen so angeordnet, daß sie sich mit einem

Ende senkrecht übereinander befinden. Wenn also das Präparat aus drei Lamellen besteht, so ist das Chitin mit hell leuchtenden dreistrahligen Sternchen übersät, die dadurch gebildet werden, daß die Spalträume der tieferen Lagen durchschimmern. Der Winkel zwischen den Strahlen beträgt 120° (Fig. 7).

Durch diese übereinandergelagerten feinen Schlitze zwischen den Chitinbalken werden enge Kanälchen gebildet, die Porenkanälchen, welche von der Hypodermis aus die ganze Cuticula durchziehen. Außer diesen Spalten sind zuweilen zwischen den Balken größere Lücken vorhanden (*gs*). Dieselben lassen in ihrer Mitte einen Kreis erkennen. Vielleicht handelt es sich um die Ausführungsgänge der einzelligen Hautdrüsen, die wie die Porenkanäle die Cuticula durchsetzen (Fig. 6 *gs*).

2. Das Epiderma.

Das Epiderma (Fig. 8 *Ep*), die äußerste Schicht des Chitins, besitzt eine Dicke von 3—5 μ. Es zeigt eine scharfe verticale Streifung,



Fig. 8.

Querschnitt durch das Pronotum des alten Käfers. *ba*, Balken; *D*, Derma; *Ep*, Epiderma; *g*, Grenzhäutchen; *p*, Porenkanal der einzelligen Hautdrüse. Vergr. 1120.

so daß es fast den Eindruck eines Stäbchensaumes macht. Biedermann beschreibt die Emailleschicht bei *Cetonia aurata* direkt als Stäbchensaum. Nach außen ist das Epiderma durch das Grenzhäutchen begrenzt, das auf Schnitten als eine stark lichtbrechende Linie erscheint. Das Epiderma besitzt braune Färbung; dieser Farbton greift jedoch auch auf die obersten Lamellen des Dermas über und schwindet allmählich gegen die tiefer gelegenen Schichten hin. Diese obersten braun

gefärbten Lamellen des Dermas lassen in Fig. 8, besonders Lamelle 1 und 2, die Balken deutlich erkennen. Die Lagen sind sehr dünn und dementsprechend die einzelnen Balken sehr zart. An andern Stellen desselben Querschnittes durch das Pronotum waren die Balken und Lamellen unter dem Epiderma nicht so gut zu erkennen; das Chitin sah wie ein weitmaschiges, unregelmäßiges Wabenwerk aus. Die Lamellen 4 und 5 der Fig. 8 geben einen Begriff von diesem Verhalten des Chitins. Über die Zugehörigkeit dieser Schicht zum Derma kann aber kein Zweifel bestehen, weil an günstigen Stellen die Struktur der Lamellen und Balken, also die typische Struktur des Dermas, deutlich ausgeprägt ist (Fig. 8, Lamelle 1 u. 2).

Zwischen der letzten Balkenlage des Dermas (Fig. 8, Lamelle 1) und dem vertical gestreiften Epiderma liegt eine dünne Schicht, deren Struktur ich nicht zu erkennen vermochte. Infolgedessen muß es unentschieden bleiben, ob diese Schicht zum Epiderma oder zum Derma zu rechnen ist. Weiter unten wird noch einmal auf diesen Punkt eingegangen werden.

Wesentlich andre Verhältnisse müssen nach KAPZOVS Beschreibung bei *Lucanus cervus* vorliegen. Das Epiderma (die Außenlage) der Elytren besteht aus »einem ganz einfachen Wabenwerk, ohne jede Fibrillenbildung«. Weiterhin sagt KAPZOV: »Die Waben haben die Tendenz, sich senkrecht zur Körperoberfläche zu stellen, wodurch die Verticalstreifung entsteht, welche für die Außenlage charakteristisch ist.« Leider hat BIEDERMANN diese Verhältnisse bei *Lucanus cervus* nicht untersucht. Bei *Dytiscus* ließ sich nicht feststellen, ob die Streifung, der Stäbchensaum, durch in Reihen angeordnete Wabenzüge hervorgerufen wird, da das Epiderma nur eine Dicke von 3 bis höchstens 5 μ besitzt, also nur $^1/_{30}$ der Dicke der Cuticula (110 μ), wohingegen bei *Lucanus cervus* diese Schicht ein Viertel der Dicke der Cuticula ausmacht.

Unter dem Grenzhäutchen der Außenlage von *Lucanus cervus* befindet sich nach KAPZOV »ein regelrechter Alveolarsaum«. Vielleicht entspricht dieser Alveolarsaum der vertical gestreiften Partie des Epidermas von *Dytiscus marginalis*. Ein Vergleich der wabigstrukturierten Hauptschicht des Epidermas von *Lucanus cervus* mit den obersten braungefärbten Lagen des Dermas von *Dytiscus* ist jedoch nicht angängig, da, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Zugehörigkeit der Lamellen 1—6 (Fig. 8) zum Derma wohl außer Zweifel sein dürfte.

Die Oberfläche des Epidermas zeigt eine sehr feine gleich-

mäßig wabenartige Felderung, indem dunkle Linien helle Bezirke umrahmen (Fig. 9 *w*). Bei tiefer Einstellung des Mikroskops tritt in den unteren Schichten eine Netzstruktur hervor. Auf Flächenschnitten durch die oberen Lagen der Cuticula erkennt man diese

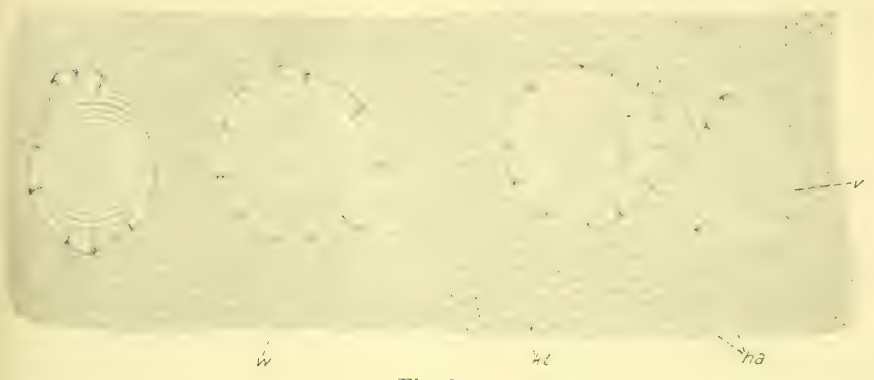


Fig. 9.
Aufsichtsbild auf die Elytre des Männchens bei verschieden hoher Einstellung. *ha*, Härchen; *kl*, kolbenförmige Sinnesorgane; *w*, wabenartige Felderung der Emailleschicht; *v*, Chitinpfeiler. Vergr. 120.

Netzstruktur besser (Fig. 10). Unregelmäßige Vielecke, in der Mehrzahl jedoch Sechsecke, werden von hellen Linien begrenzt. Die dunklen Felder lassen eine schwach wabige Struktur erkennen; ebenso zeigen

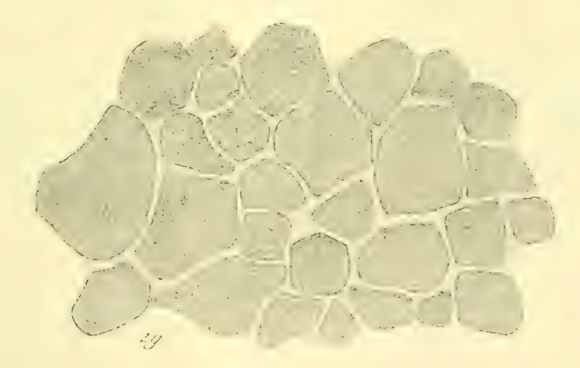


Fig. 10.
Flächenschnitt durch die Elytre des Männchens dicht unter dem Epiderma. *zg*, Zellgrenzen. Vergr. 400.

die hellen Grenzlinien eine feine Zeichnung. Diese Linien entsprechen nach KAPZOV den Zellgrenzen der Hypodermis. Der Autor konnte bei *Lucanus cervus* an einer Serie von aufeinanderfolgenden Flächenschnitten verfolgen, wie diese Netzstruktur in den unteren Schichten

des Epidermas allmählich stärker hervortritt, bis die den Zellgrenzen entsprechenden Linien zu festen Strängen und schließlich zu den Balken der obersten Lamelle des Dermas werden, während das Wabenwerk in den Feldern jenen Fibrillen oder Bändern entspricht, die sich durch die einzelnen Balkenlagen hindurchziehen und sich in der Höhe der obersten Balkenschicht stark verbreitern.

Bei *Dytiscus* können die Verhältnisse so liegen, wie sie Kapzov bei *Lucanus* beschreibt. An Querschnitten, Fig. 8, war zwischen der letzten Balkenlage und dem scharf senkrecht gestreiften Epiderma nur eine schmale Zwischenlage zu erkennen, deren Struktur sich nicht feststellen ließ. Durch diese Schicht muß der Flächenschnitt geführt sein, der jene Felderung zeigt. Das Studium dieser Verhältnisse ist bei *Dytiscus* dadurch erschwert, daß die ersten Balkenlagen schon in einer Entfernung von nur 5 μ von der Oberfläche auftreten.

3. Die Chitinzapfen der Elytren und des Pronotums.

In diesem Zusammenhang möchte ich auf eine sehr merkwürdige Struktur des Chitins hinweisen, die zu erkennen ist, wenn man die Elytren eines Männchens von *Dytiscus marginalis* bei enger Blende mit mäßig starker Vergrößerung bei tiefer Einstellung betrachtet. In dem Chitin leuchten helle gelb gefärbte kreisrunde oder schwach ovale Bezirke auf. Diese lassen eine konzentrische Streifung um ein in der Mitte gelegenes, aus der Tiefe der Cuticula aufsteigendes, stark gelbbraun gefärbtes, haarartiges Gebilde erkennen (Fig. 11 *v*). Diese Struktur liegt unter der Emailleschicht, gehört also vollständig dem Derma an. Das Epiderma überdeckt diese Bildungen, ohne sich dabei grubenförmig einzusenken, so daß man bei auffallendem Licht nichts von jener Struktur bemerkt. Biedermann beschreibt diese Gebilde in den Elytren einer Anzahl von Käfern, z. B. bei *Oryctes nasicornis*, *Rhynchophorus Phoenicis*, *Cybister Owas*. Diese Gebilde sind in den Elytren von *Dytiscus marginalis* in Reihen angeordnet, die in der Längsrichtung über die Elytren hinziehen. Beim Männchen finden wir sie besonders zahlreich; sie sind in etwa 25 Längsreihen angeordnet (Fig. 11). Beim Weibchen liegen sie in den Längsfurchen der Elytren.

Biedermann hat gezeigt, daß diese Gebilde die zapfen- oder pfeilerartigen Verbindungen zwischen oberer und unterer Cuticula der Elytren sind. Die Lamellen der Cuticula sind an diesen Stellen etwa wie zur Bildung eines dünnen Rohres in das Innere der Elytre hineingezogen worden. Die konzentrische Struktur wird durch die Lamellen hervor-

gerufen, die flach kegelförmig mit der Spitze nach der Hypodermiszelle zu von der oberen Grenze des Dermas her durch die Cuticula durchziehen und den Hohlraum der Elytren durchsetzen, bis sie auf

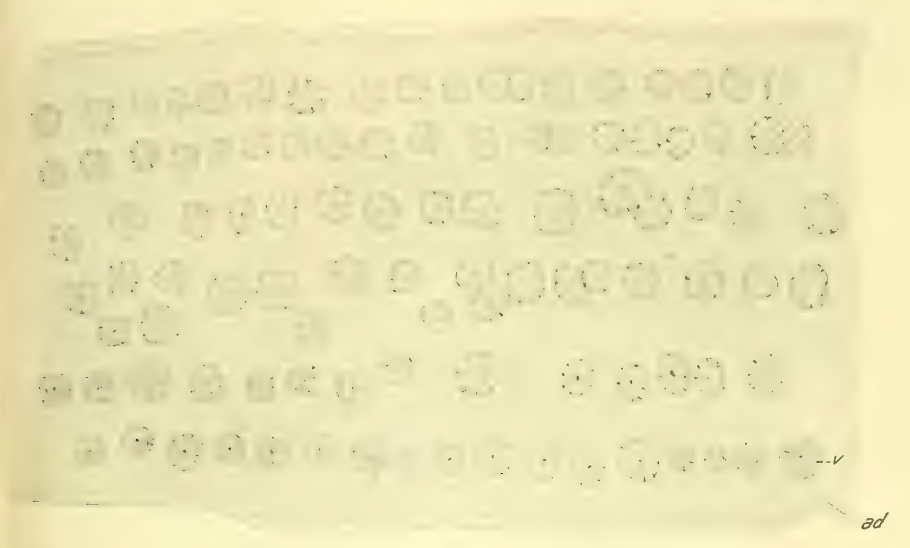


Fig. 11.
Aufsichtsbild der mittleren Partie der Elytre des Männchens. *ad*, Adern der Elytre; *v*, Chitinpfeiler. Vergr. 25.

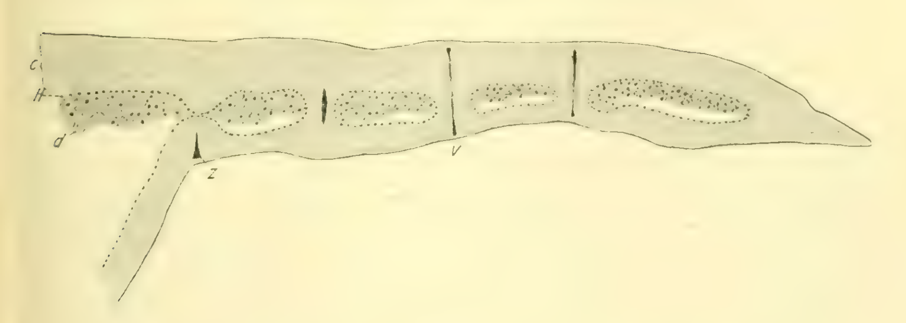


Fig. 12.
Sagittalschnitt durch den hinteren Querrand des Pronotums eines alten Käfers. *c*, Cuticula; *d*, einzellige Hautdrüsen; *H*, Hypodermis; *z*, Chitinzapfen; *v*, Verbindungen zwischen der oberen Cuticula und dem umgeschlagenen Rande des Pronotums. Vergr. 7.

die ebenfalls nach innen umgekrümmten Lamellen der unteren Cuticula auftreffen (Fig. 12).

Die einzelnen Chitinlagen dieser Kegel zeigen selbstverständlich denselben Aufbau aus Balken wie die übrige Cuticula. Ein Flächen-

schnitt durch die Elytre trifft diese Chitinzapfen in einer Ebene senkrecht zur Längsachse. Die Lamellen (Fig. 13 *hk*), besonders die in der Nähe der Achse gelegenen, werden also von dem Schnitt fast senkrecht getroffen und lassen den wechselnden Verlauf der Balken in übereinanderliegenden Schichten sehr schön erkennen. In der Achse des Kegels verläuft ein solider Chitinzapfen (*z*). Zwischen diesen Chitinzapfen laufen die Schichten des Chitins in sich selbst zurück (Fig. 11).

Hochreuther hat diese Chitinzapfen oder Pfeiler auch in dem gelben Rande des Pronotums von *Dytiscus marginalis* gefunden und ihre Verteilung in einem Übersichtsbilde eingetragen (Fig. 81, Hochreuther).

In den Elytren frisch geschlüpfter Käfer sind noch keine Verbindungen zwischen oberer und unterer Cuticula vorhanden. Deshalb

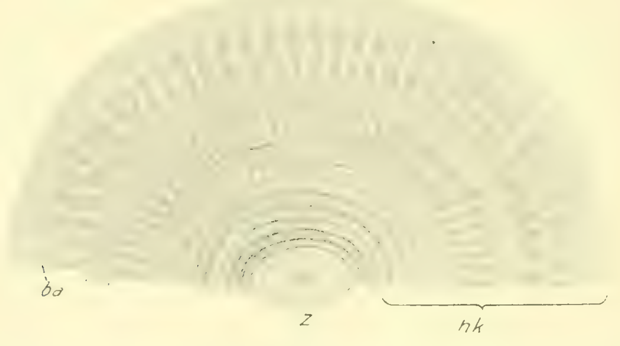


Fig. 13.

Horizontalschnitt durch einen Chitinzapfen (Verbindungsstelle der oberen und unteren Cuticula in der Elytre des Weibchens). *ba*, Balken; *hk*, Balkenschicht; *z*, Chitinzapfen. Vergr. 1050.

kann man auch an solchen Elytren im Aufsichtsbild die konzentrische Struktur nicht erkennen. Auch die Verbindungen der Cuticula des Pronotums mit seinem umgeschlagenen Rande werden erst nach der Häutung aus der Puppe angelegt, wenn das Chitin erhärtet. Dementsprechend sind die konzentrischen Ringe oder Höfe in dem gelben Rande des Pronotums nur bei alten Käfern zu sehen.

Das Aufsichtsbild einer Elytre läßt bei verschiedener Einstellung abwechselnde Strukturen erkennen. Dieselben sind nacheinander folgende (Fig. 9). Bei hoher Einstellung des Mikroskops sieht man in der braunen Emailleschicht kleine helle Höfe, in denen sehr feine Härchen (*ha*) stehen. Dazwischen zerstreut liegen kolbenförmige Sinnesorgane (*kl*), die ihrerseits von entsprechend größeren hellen Höfen umgeben sind. Bei etwas tieferer Einstellung tritt die

Wabenstruktur der Emailleschicht (*w*) hervor. Bei weiterem Senken des Tubus erscheinen dann die konzentrisch geschichteten Chitinzapfen (*c*). Gleichzeitig tritt die Zellstruktur in der Grenze zwischen Epiderma und Derma hervor. In Fig. 9 sind rechts die sehr feinen Härchen mit ihren hellen Höfen eingetragen; auf der linken Seite die wabige Struktur des Epiderma. Außerdem sind die kolbenförmigen Sinnesorgane mit ihren hellen Höfen und die Chitinpfeiler, die bei tieferer Einstellung erscheinen, in der ganzen Zeichnung angedeutet.

4. Chitinbildung und Entstehung der Strukturen.

Bei diesen Untersuchungen über den Bau der Cuticula von *Dytiscus marginalis* liegt nicht die Absicht vor, Stellung zu nehmen zu der prinzipiellen Frage, wie die feinsten morphologischen Elemente des Chitins beschaffen sind, mit andern Worten, ob das Chitin fibrillären Bau oder wabige Struktur besitzt. Es sollen vielmehr die geäußerten Meinungen nur an Hand der Autoren skizziert werden.

Nach BIEDERMANNS Untersuchungen läßt die Substanz der Lamellen, bezüglich der Bandfasern vielfach noch eine weitere feinere Struktur erkennen, und zwar eine Zusammensetzung aus äußerst dünnen Fäserchen, so daß jede Bandfaser (Balken) eigentlich als ein Fibrillenbündel aufzufassen ist.

Demgegenüber betont KAPZOV, daß »die Cuticula der Insekten, wie kompliziert sie auch sein mag, aus einem zusammenhängenden Wabenwerk mit lockerern und dichteren Partien besteht«. Ebenso widersprechende Beantwortung hat die Frage nach der Entstehung dieser Struktur und die mit ihr aufs engste verknüpfte Frage nach der Bildung des Chitins erfahren.

Folgende Ansichten stehen sich gegenüber: v. KÖLLICKER hält das Chitin für ein Secret der Hypodermiszellen, das zunächst als eine weiche, homogene Masse ausgeschieden wird; seine komplizierten Strukturen erhält es durch ein sekundäres Zerfallen der ursprünglich weichen homogenen Masse.

HUXLEY, TYCHO TULBERG, LEYDIG, HOLMGREN und KORSCHELT lassen das Chitin durch eine Umwandlung der peripheren Plasmaschicht entstehen. BIEDERMANN »hält es für das wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten mit all ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinogenzellen sich differenzieren, oder, daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungsprodukt, oder, wenn man will, Absonderungs-

produkt, der Bildungszellen anzusehen wäre. »Über die Entstehung der komplizierten Balkenstruktur, die er den funktionellen Strukturen im Sinne von ROUX einreiht, sagt BIEDERMANN: »Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt bin ich geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten.«

PLOTNIKOW, auch BERLESE und mit ihnen KAPZOV, vermitteln zwischen diesen beiden Auffassungen, indem sie die Ansicht vertreten, daß beide Bildungsweisen, also Secretion von Chitin in Form von Tröpfchen (KAPZOV) und Umwandlung von Plasma in Chitin nebeneinander hergehen.

KAPZOV beschreibt die Bildung des Chitins bei *Cetonia aurata* etwa folgendermaßen. »Die Cuticula zeigt auf einem Querschnitt aus der Zellzeichnung hervorgegangene Schuppen. Die Grenzen der Zellbezirke markieren sich in der Cuticula durch einen etwas dunkleren Strich, der bis zu den Grenzen der Hypodermiszellen hinabreicht. Dieser dunkle Grenzstrich erweitert sich sogar in der Tiefe ein wenig zu einem zuerst ganz unmerklichen Vorsprung der Cuticula zwischen die benachbarten Hypodermiszellen hinein.« Dieser Vorsprung wächst zu einem Knöpfchen und schließlich zu den halbkreisförmigen Balken heran, die zwischen die Hypodermiszellen hineinragen und allmählich den Raum zwischen sich so verengen, daß nur noch ein schmaler bandartiger protoplasmatischer Fortsatz der Hypodermiszelle übrig bleibt. Dieser Fortsatz chitinisiert von seinem oberen Ende aus, wie KAPZOV durch Färbung mit BLOCHMANNscher Lösung feststellte und liefert die senkrecht zwischen den Balken aufsteigenden Fibrillenbänder des Chitins. Sie entstehen durch Umwandlung des Zellplasmas in Chitin. Das Chitin der Balken hingegen ist eine Absonderung der Hypodermiszellen »die Hypodermiszellen färben sich intensiv mit Ausnahme ihrer den Verdickungen (Balken) des Chitins benachbarten Regionen, die viel heller und blasiger erscheinen«. Das abgesonderte neue Chitin »legt sich an der bestehenden Cuticula in Form von Tröpfchen an, war aber auch in der Zelle selbst wahrzunehmen.«

Über die Ausbildung der Struktur äußert sich KAPZOV wie folgt: »Die einfachen Cuticulae bestehen aus feinen übereinandergeschichteten Lamellen, die immer wabig sind. Sie weisen vielfach Kreuzstreifung und fast immer eine gewisse Richtung in der Wabenanordnung auf, und diese Richtung kann in verschiedenen Lagen oder Schichten wech-

seln. Diese Strukturen verdanken ihren Ursprung wahrscheinlich den Zug- und Druckkräften, die während dem Prozeß der Erhärtung (vielleicht Gerinnung) des Chitins tätig waren. Bütschlis Untersuchungen geben zahlreiche Beispiele für die mögliche Entstehung solcher Strukturen auf diese Weise.« Für den Wechsel der Richtung der Balken sind die Hypodermiszellen verantwortlich. »Sehen wir ja, daß nach der Bildung einer Balkenschicht die Zellen sich von der Cuticula zurückziehen, um dann eine neue Schicht zu bilden, deren Verlaufsrichtung eine abweichende ist, wobei also ein anderes Seitenpaar der hexagonalen Zellgrenzen in Tätigkeit tritt.«

Obwohl also eine Reihe von eingehenden Untersuchungen der Chitinbildungen vorliegen, so muß die bedauerliche Tatsache konstatiert werden, daß von einer Übereinstimmung der Ansichten der Autoren nicht die Rede sein kann. Eine monographische Arbeit, wie die vorliegende, kann eine derartig schwierige Frage nur streifen.

Das Plasma der in Chitinbildung begriffenen Hypodermiszelle der Larve, Puppe und Imago besitzt, wie in dem Abschnitt über die Hypodermis beschrieben wurde, in dem der Cuticula anliegenden Teile der Zelle eine deutliche Streifung, die senkrecht zur Cuticula steht. Diese Streifung setzt sich durch die helle Zone fort und ist in dem darüberliegenden Chitin sehr deutlich ausgeprägt. Wie Biedermann referiert, besteht nach Tulberg das chitinogene Epithel bei einem eben gehäuteten Hummer aus langen cylindrischen Elementen, deren äußere Enden in ähnlicher Weise gestreift erscheinen, wie das darüberliegende Chitin. Jede Zelle teilt sich an ihrem oberen Ende in eine Anzahl von Fasern, und Tulberg nimmt an, daß »die (senkrecht durchbohrenden) Fasern des Chitins von diesen in den Zellen gebildeten ihren Ursprung nehmen.«

Auch Holmgren hat beobachtet, »daß die Filarsubstanz des Zellkörpers distalwärts chitinisiert und Chitinsäulen bildet, die die kräftige Chitinschicht konstituieren.«

Diese Autoren lassen also, wie schon oben erwähnt wurde, das Chitin durch Umwandlung der peripheren Schicht des Zellplasmas entstehen. Biedermann bemerkt hierzu, daß bei dieser Auffassung »nur die verticale Gliederung der Chitinschicht in Betracht gezogen wird«, und betont, »daß die bei den Käfern so außerordentlich entwickelte horizontale Gliederung der fraglichen Herleitung der betreffenden Strukturen aus einer Metamorphose des Protoplasmas der Bildungszellen sofort viel größere Schwierigkeiten bereitet«.

Aus diesen von Biedermann angeführten Gründen erscheint

auch mir die Entstehung des Chitins lediglich durch Umwandlung der peripheren Schicht des Zellplasmas recht unwahrscheinlich. Alsdann fehlt aber für die auffällige Struktur der Hypodermiszellen, die deutliche Streifung des Plasmas in dem der Cuticula anliegenden Teile der Zelle, eine Erklärung, was um so bedauerlicher ist, als dieses Verhalten der Zellen, wie schon oben erwähnt wurde, von mehreren Autoren bei verschiedenen Arthropoden beschrieben wurde.

Höchst wahrscheinlich erfolgt die Bildung des Chitins teils durch Absonderung von seiten des Plasmas, also durch Secretion, teils durch Umwandlung von Plasma in Chitin; und zwar können beide Vorgänge nebeneinander hergehen.

Fig. 2 zeigt bei starker Vergrößerung die in Bildung begriffene Cuticula der ventralen Körperdecke eines Abdominalsegmentes des Käfers, der sich noch innerhalb der alten Puppenhülle befindet. Die unterste Schicht der Cuticula besitzt flache Vorwölbungen, die große Ähnlichkeit haben mit den Balkenanlagen, wie sie KAPZOV in seiner Fig. 41 von *Cetonia aurata* darstellt. Das Plasma der Hypodermiszellen dringt zwischen diese Vorwölbungen des Chitins, die Balkenanlagen. Zwischen dem Plasma und dem darüberliegenden gelb gefärbten Chitin ist in Fig. 2 ein schmaler heller Streifen zu sehen, der meiner Auffassung nach zur Cuticula gehört, sich aber durch seine hellere Farbe von dem älteren Chitin unterscheidet. Dieser Streifen besteht wahrscheinlich aus jungem Chitin, das wie ein Secret an dem oberen Rande der Zellen abgesondert wird. Es ist zunächst eine helle farblose Masse, die beim allmählichen Erhärten den dunklen Farbton des alten Chitins annimmt. KAPZOV hat diesen hellen Streifen, den er für vacuolisiertes, schwach gefärbtes Plasma hält, an den in Bildung begriffenen Balken der Cuticula von *Cetonia aurata* auch beobachtet und in Fig. 40 dargestellt.

Wenn die Balkenanlagen (Fig. 2) heranwachsen, so verdrängen sie das Plasma zwischen sich bis auf feine Streifen oder Bänder, die von der Zelle ausgehen und sich ein Stück weit zwischen den untersten Balkenlagen verfolgen lassen. Dieses Verhalten des Plasmas ist an Fig. 15 zu erkennen. Am oberen Ende verlieren diese Plasmastreifen ihre Färbbarkeit und chitinisieren. Diese Plasmastreifen gehen also durch Umwandlung in Chitin über.

Was nun die Frage nach dem Zustandekommen der Strukturen des Chitins anbelangt, so neige ich sehr der von KAPZOV vertretenen Ansicht zu. Ich meine, daß diese Strukturen nicht, wie KÖLLICKER annahm, durch »Zerfall einer zunächst weichen, homogenen Masse«

entstehen, sondern daß an ihrem Zustandekommen die Hypodermiszellen beteiligt sind. Die Lamellen der Cuticula entstehen sicher nicht durch »Zerfall einer zunächst weichen homogenen Masse«; denn sie werden nacheinander von der Hypodermis gebildet. Die Cuticula eines jungen Käfers besitzt nur wenige Lamellen, die eines alten Exemplars eine bedeutend größere Anzahl. Jede Lamelle ist das Produkt einer Arbeits- oder Secretionsperiode der Zelle.

Aber auch die Balken können nicht durch »Zerfall einer zunächst homogenen« Chitinlamelle entstehen, sondern bei ihrer Entstehung wirkt die Hypodermis zweifellos direkt mit. Die Anlage einer Lamelle geht, wie Kapzov gezeigt hat, so vor sich, daß zunächst dünne Balkenanlagen (Fig. 2) entstehen. Diese wachsen zum normalen Umfang heran, indem die Hypodermis Chitin absondert und den Balken auflagert. Die wachsenden Chitinstäbe verdrängen zwischen sich das Plasma bis auf geringe Reste (Fig. 15). Bei weiterem Wachstum berühren sich die benachbarten Balken, so daß schließlich eine gleichmäßige Lamelle entsteht.

Nach Kapzov erfolgt die erste Anlage der Balken an der Stelle, wo die Zellgrenzen auf die Cuticula aufsitzen (siehe S. 36). Es würden also die Ansatzstellen der Zellgrenzen an der Cuticula als Kristallisationspunkte für das in »Form von Tröpfchen« abgeschiedene Chitin wirken. In der Tat treffen die Zellgrenzen in Fig. 15 zum größten Teil die Cuticula am Scheitel der Hervorwölbungen der Balkenanlagen. Es wäre jedoch auch denkbar, daß eine Hypodermiszelle mehrere Balken bildet. Fig. 15 macht ganz den Eindruck, als ob an dem oberen Ende einer Hypodermiszelle mehrere Balkenanlagen vorhanden seien. Leider ist aber das Bild nicht beweisend, da die Zellgrenzen in dem Schnitt nicht klar hervortreten. Übrigens hat auch Kapzov in seiner Fig. 41 bei einigen Hypodermiszellen (zweite und dritte Zelle von links) mehrere halbkreisförmige Vorwölbungen der Cuticula eingezeichnet. Beim Heranwachsen könnten diese kleinen Vorwölbungen vielleicht doch noch zu einem Balken verschmelzen.

Diese letzten Ausführungen wollen nicht als ein Versuch der Lösung jener schwierigen Fragen betrachtet sein, sondern sie geben nur die Ansicht wieder, die sich Verfasser auf Grund der Lektüre der oben erwähnten Arbeiten und dem Studium seiner Präparate über diese Probleme bildete. Ich kann meine Auffassung dahin präzisieren daß ich den Ausführungen Kapzovs im wesentlichen zustimme.

III. Die Insertion der Muskeln.

Die Insertion der Muskeln an der Körperwand der Arthropoden ist von einer großen Zahl von Forschern in fast allen Gruppen dieses Tierstammes untersucht worden. Die sehr eingehenden Literaturübersichten der Arbeiten von SNETHLAGE (1895) und WEGE (1910) erübrigen eine nochmalige Darstellung der verschiedenen Ansichten der älteren Autoren. Erwähnt sei nur, daß STAMM (1904) versucht hat, den Modus der »indirekten Insertion« mit Hilfe einer »epithelialen Sehne« als den für alle Arthropoden geltenden zu erweisen. Nun haben aber HOLMGREN und SNETHLAGE direkte Insertion von Muskeln festgestellt. STAMM (1909) glaubte diese abweichenden Resultate umdeuten und auch diese Fälle als indirekte Insertion ansprechen zu können. Dem entgegen hat aber HOLMGREN (1911) nochmals betont, daß er in einigen Fällen direkte Insertion beobachtet habe, daß ihm aber anderseits der von STAMM beschriebene Modus als bei vielen Arthropoden vorkommend sehr wohl bekannt sei.

Außer den bei WEGE besprochenen Arbeiten ist noch eine Mitteilung von RILEY (1908) vorhanden, der seine Untersuchungen an *Chortophaga viridifasciata* und *Anax* vornahm und indirekte Insertion feststellte.

In letzter Zeit ist dann eine Arbeit von TÖRNE (1911) erschienen (russisch mit deutschem Referat), die drei verschiedene Arten der Insertion bei Arthropoden beschreibt. Leider war mir diese Arbeit nicht zugänglich, so daß ich auf das Referat im Neapler Jahresbericht angewiesen bin. Darnach unterscheidet TÖRNE folgende drei Typen der Muskelinsertion: Beim ersten Typ: Kaumuskeln von *Dytiscus marginalis*, setzen sich die Muskeln direkt an die Innenenden der Epidermiszellen; beim zweiten Typ (Raupe von *Hyponomeuta*) direkt an das Chitin und beim dritten (Flügelmuskeln von *Cordulia*, *Porthesia*, *Panorpa*, *Tabanus*, *Anthophora*, *Homalomya*) tritt jede Fibrille an der Basis des stark metamorphisierten Epithels mit einem Bündel intraepithelialer Fibrillen in Verbindung, das auf seinem äußeren Ende an der Cuticula befestigt ist.«

Untersuchungen dieser Verhältnisse bei Coleopteren liegen vor von LEYDIG, SNETHLAGE, HENNEGUY und TÖRNE.

LEYDIG bemerkte bei *Hydrophilus piceus*, »daß die Substanz der Scheiben« (des Muskels) »fein zerschlissen ausgeht und die auf solche Weise entstandenen Fransen gingen über in das nach unten sich ebenfalls ausfasernde Schwammwerk des Protoplasmas der Matrix-

oder Hypodermiszellen des Integuments«. HENNEGUY untersuchte Larve und Nymphe von *Anthonomus pomorum* und die Imago von *Clytra leviuscula* und stellte bei ihnen indirekte Insertion fest. SNETHLAGE beschreibt die Insertion der Muskeln der Larve von *Dytiscus marginalis* wie folgt.

»Der Muskel ist nicht an der Hypodermis, sondern unmittelbar am Chitin des Außenskelettes befestigt. Seitlich geht die ihn umgebende, mehr oder weniger deutliche Plasmahülle ohne jede Grenze in das Plasma der Hypodermis über. Die Basalmembran der letzteren biegt um und bildet das Sarcolemm des Muskels. Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiszellkerne färben), haben sowohl Muskelfibrillen als auch Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktion beider Gewebe ausführen. An der Muskelansatzstelle ist eine Basalmembran nicht vorhanden.« Diesen Ausführungen ist schon von STAMM widersprochen worden.

Schließlich hat TÖRNE, wie oben schon erwähnt wurde, die Insertion der Kaumuskeln der Imago von *Dytiscus marginalis* untersucht und zwar setzen sich nach ihm »die Muskeln direkt an die Innenenden der Epidermiszellen«.

Da meine Auffassung mit den von SNETHLAGE vertretenen Anschauungen nicht übereinstimmt, so sollen im folgenden diese Verhältnisse bei der Larve und beim Käfer nochmals beschrieben werden.

Fig. 14 gibt die Insertion eines Muskels an den Pleuren eines Thoraxsegmentes einer Larve (erstes Stadium) wieder, und Fig. 15 zeigt die Ansatzstelle eines Muskels am Mesonotum der Imago. In beiden Fällen sind die Muskeln genau längsgetroffen, so daß die Muskelfibrillen in der Schnittebene verlaufen.

Der Muskel (*mu*) besteht aus einer Anzahl von Fibrillenbündeln (*f*), die in das Sarcoplasma (*mup*) eingebettet sind. Die einzelne Fibrille (*f*) ist aus aufeinanderfolgenden Elementen zusammengesetzt. Jedes derartige Teilstück der Fibrille besteht aus zwei Scheiben anisotroper Substanz (*Q*), die durch eine Scheibe isotroper Substanz (*M*) getrennt werden. An den Enden jedes Elementes liegen noch zwei Scheiben isotroper Substanz (*J*). Die einzelnen Teilstücke einer Fibrille werden durch die Reihe der *Z*-Körnchen gegeneinander abgegrenzt. Das Sarcoplasma zeigt netzförmige Struktur; vermöge ihrer starken Färbbarkeit treten die Muskelfibrillen gegen das sie umgebende Sarcoplasma stark hervor. Die ovalen bläschenförmigen Kerne des Muskels

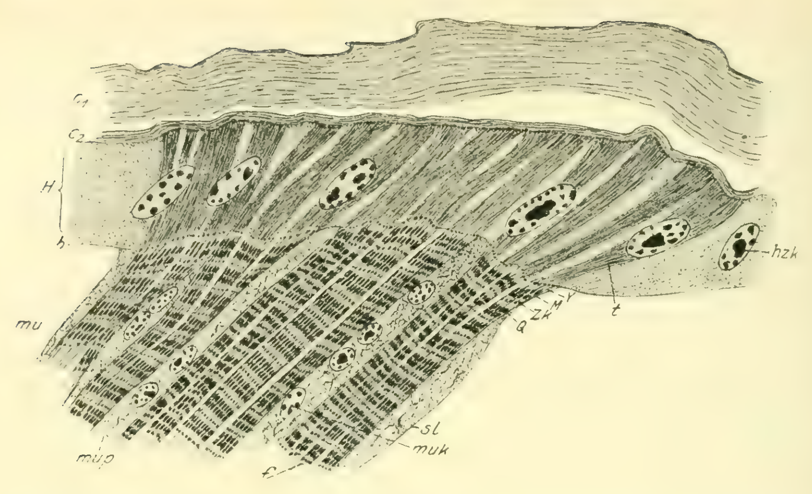


Fig. 14.

Längsschnitt durch Muskelansatz bei der Larve (Pleuren des Mesothorax). *b*, Basalmembran; c_1, alte Cuticula; c_2, junge Cuticula; *f*, Muskelfibrillen; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *M* und *Y*, isotrope Scheiben des Muskels; *mu*, Muskel; *muk*, Muskelkern; *mup*, Muskelplasma; *Q*, anisotrope Scheibe des Muskels; *sl*, Sarcolem; *t*, Tonofibrillen. Vergr. 900.

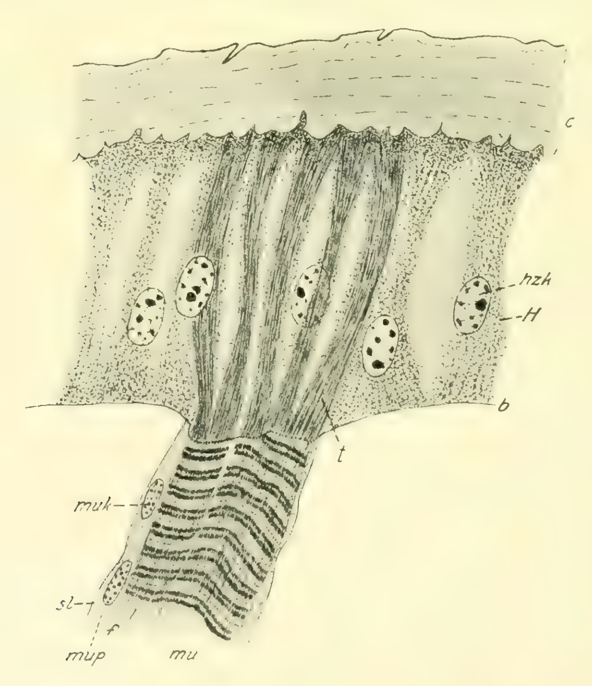


Fig. 15.

Längsschnitt durch Muskelansatz beim Käfer (Mesonotum). Bezeichnung wie 14. Vergr. 1050.

liegen in dem Sarcoplasma zwischen den Fibrillenbündeln zerstreut. Nach außen ist der Muskel von einem Sarcolemm (*sl*) umgeben. An der Insertionsstelle endigt der Muskel vor der Hypodermis (*H*), und zwar treffen seine Fibrillen die Basalmembran (*b*) auf der Höhe der Zwischenscheibe, der Z-Körnchen.

Die Hypodermis (*H*) ändert an der Insertionsstelle ihre Höhe nur unbedeutend gegen die benachbarten Partien. Die feinen Fibrillen, die allenthalben in dem Plasma der Hypodermiszellen zu erkennen sind, besonders klar in Fig. 15 *t*, treten an der Insertionsstelle sehr zahlreich auf und ordnen sich zu Bündeln an, die in der Verlängerung der Muskelbündel liegen. Nach der Cuticula hin verbreitern sich diese Fibrillenbündel, wie SNETHLAGE richtig bemerkte.

Die Basalmembran (*b*) zieht zwischen Muskel und Hypodermis durch; zwischen einem Fibrillenbündel des Muskels und dem entsprechenden Fibrillenbündel der Hypodermis ist sie als eine stark punktierte Linie deutlich zu verfolgen. Diese Punkte der Basalmembran sind die Vereinigungsstellen der Myofibrillen des Muskels und der Tonofibrillen der Hypodermis. Die Myofibrillen setzen mit den Z-Körnchen der Zwischenscheibe, die Tonofibrillen ebenfalls mit einer punktförmigen Verdickung an der Basalmembran an. An der Cuticula (*c*) ist die Tonofibrille mit einer etwas stärkeren punktförmigen Verdickung befestigt. Das Sarcolemm (*sl*) verschmilzt an der Ansatzstelle des Muskels mit der Basalmembran (*b*). Das Plasma der Hypodermis unterscheidet sich besonders bei der Larve durch seine feinere Beschaffenheit von dem dichteren Muskelplasma (Fig. 14). Die Kerne der Hypodermiszellen (*hk*) sind ganz bedeutend größer als die Muskelkerne (*muk*).

Dieser Insertionsmodus wurde zuerst von MARZIARSKI bei Crustaceen eingehend untersucht. STAMM nannte das Stück der Hypodermis, das durch die Ausbildung der zahlreichen Tonofibrillen etwas modifiziert ist, die »epitheliale Sehne«. Die Zellen der epithelialen Sehne bleiben aber immer noch Hypodermiszellen; vor allem behalten sie die hauptsächlichste Eigenschaft der Matrixzellen, nämlich die Fähigkeit der Chitinausscheidung. Fig. 14 ist nach einer Larve gezeichnet, die kurz vor der Häutung steht. Die alte Cuticula (c_1) ist schon abgehoben. Die junge Cuticula (c_2) zeigt an der Stelle, wo sie von der epithelialen Sehne abgeschieden worden ist, dieselbe Stärke wie in den benachbarten Partien, die von unveränderten Hypodermiszellen gebildet worden sind.

Die Insertion der Muskeln an dem Chitin ist also bei *Dytiscus*

marginalis keine »direkte« wie SNETHLAGE behauptet, sondern, wie auch TÖRNE fand, eine »indirekte«; sie erfolgt mit Hilfe einer »epithelialen Sehne«.

B. Die Drüsen.

Die Hautdrüsen der Insekten sind modifizierte Zellen der Hypodermis. Eine Beschreibung der Körperdecke eines Coleopter muß also auch auf diese umgewandelten Hypodermiselemente eingehen. Die einzelligen Hautdrüsen der Insekten haben seit langem das Interesse der Forscher erregt. LEYDIG, HOFFBAUER, WASMANN, DIERCKX und andre haben diese Gebilde zum Gegenstand eingehender Studien gemacht. Die Hautdrüsen der Insekten erweisen sich für die allgemeine Auffassung der Drüsen auch insofern bedeutungsvoll, als durch das Zusammentreten einer größeren Zahl von einzelligen Drüsen zu einem Paket die Bildung kompliziert gebauter Drüsen angebahnt wird. Aus verschiedenen Ordnungen der Insekten liegen Beschreibungen derartiger höher organisierter zusammengesetzter (Komplex-)Drüsen vor. Auch das Vorkommen verschiedener Drüsenformen bei einem Individuum ist schon häufig beobachtet worden. Das Studium der Drüsen von *Dytiscus* erwies sich nun gerade deshalb als besonders lohnend, weil hier alle Übergangsformen von der einzelligen Hautdrüse bis zur hochorganisierten Komplexdrüse vorkommen, so daß man also die hauptsächlichen Phasen des Zustandekommens der Komplexdrüsen hier nebeneinander an einem Objekt studieren kann. Nach Struktur, histologischer Beschaffenheit und Funktion der Hautdrüsen von *Dytiscus* lassen sich bestimmte Gruppen dieser Drüsen unterscheiden.

I. Die einzelligen Hautdrüsen.

Zu den charakteristischen Eigenschaften der Hypodermiszellen gehört diejenige, Chitin abscheiden zu können. Außerdem können manche Hypodermiszellen die Bildung verschiedenartiger Secrete übernehmen. Hand in Hand mit dieser physiologischen Neuerwerbung gehen morphologische Umwandlungen der Zelle. Man kann mit BERLESE annehmen, daß es im wesentlichen folgende Vorgänge sind, die aus der Hypodermiszelle eine Drüsenzelle hervorgehen lassen. Die prismatische Hypodermiszelle wächst zu einer birnenförmigen bis kugeligen Zelle von bedeutender Größe heran, so daß sie zuweilen aus der Hypodermis herausgedrängt wird und in die Leibeshöhle hineinragt. Kern und Plasma erfahren in ihrem feineren Bau Umwand-

lungen, welche die Zelle an ihre neue Funktion anpassen. Die Drüse beteiligt sich nicht mehr an der Bildung der Chitindecke des Körpers, sondern sie erzeugt einen feinen Chitinkanal, der von der Körperoberfläche aus in das Innere der Zelle herabzieht.

Die Bildung der einzelligen Hautdrüsen erfolgt bei *Dytiscus* in der Puppe. Sie beginnt jedoch schon in dem dritten Larvenstadium, nachdem die Larve das Wasser verlassen hat und sich zur Häutung anschickt. Leider war es mir nicht möglich, die Entwicklung der Hautdrüsen aus den Hypodermiselementen heraus zu verfolgen. Diese Untersuchungen müssen an Larven ausgeführt werden, die nahe vor der Verpuppung stehen. Nun besitzt aber der Chitinpanzer der Larven zu dieser Zeit gerade seine stärkste Entwicklung; infolgedessen ist es außerordentlich schwierig, dünne Schnitte durch alte Larven anzufertigen. Schnitte, die dünner als 15—20 μ waren, konnte ich nicht erhalten. Deshalb waren meine Schnittserien für die Untersuchung der Drüsenentwicklung nicht brauchbar. Es ist um so bedauerlicher, daß dieser Versuch an den technischen Schwierigkeiten scheiterte, da meines Wissens noch keine eingehenden Angaben über die Entstehung der für diese Art von Drüsenzellen so charakteristischen Binnenblase vorliegen.

Die Entwicklung andrer Drüsenformen aus Hypodermiszellen ist schon beobachtet. So hat z. B. VERSON diesen Vorgang bei den Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* an Embryonen verfolgt. Derselbe zeigt etwa folgenden Verlauf. Eine Hypodermiszelle wächst bedeutend heran, sie baucht sich mit ihrem abgerundeten Plasmaleib gegen die Körperhöhle vor und senkt sich allmählich tiefer in dieselbe, so daß sie nur noch »mit einem langen konischen Hals bis zur Dermalcuticula vordringt«. »Der konische Fortsatz, der mit dem Hypoderm zusammenhängt, hat sich länger gestreckt und ist allmählich hohl geworden, wie es aus geeigneten Schnitten hervorgeht, welche ein rundliches Lumen an Ort und Stelle erkennen lassen.« Dieser kurze röhrenförmige Kanal erhält eine chitinöse Auskleidung.

Gestützt auf die übereinstimmende Auffassung der Autoren glaube ich auch bei *Dytiscus* eine Bildung der einzelligen Hautdrüsen aus Hypodermiszellen annehmen zu können, obwohl ich den Nachweis für die Behauptung wegen der Ungunst des Objektes nicht zu erbringen vermag.

Über die Anordnung der Secretherde in der Hypodermis mag kurz bemerkt werden, daß die secretorischen Elemente bei Puppe und eben ausgeschlüpftem Käfer zunächst in der Hypodermis liegen.

Wenn jedoch die Matrix nach Fertigstellung des Chitinpanzers ihre Aufgabe erfüllt hat und zu einem flachen Epithel reduziert wird, so kommen die Drüsen anscheinend unter die Hypodermis zu liegen. Sie werden dann jedoch immer noch von der Basalmembran umhüllt, die man in diesem Falle mit BERLESE vielleicht besser als Membrana propria bezeichnet. Über die Zugehörigkeit der Drüsen zur Hypodermis kann also auch beim alten Käfer kein Zweifel bestehen, obwohl sie da scheinbar frei unter der Hypodermis in der Leibeshöhle liegen. Wenn man die Fig. 12 und 16 vergleicht, so erkennt man diesen sehr auffälligen Unterschied in der Anordnung der Drüsen bei einem jungen und einem alten Käfer. Die beiden Schnitte sind durch dieselbe Region des Prothorax geführt; die Figuren geben die längsgetroffene hintere

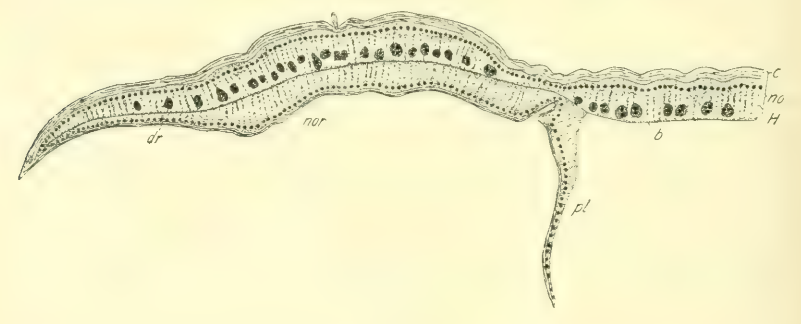


Fig. 16.

Sagittaler Längsschnitt durch die hintere Querkante des Pronotums eines jungen Käfers. *b*, Basa membran; *c*, Cuticula; *dr*, Drüsenhäufchen; *H*, Hypodermis; *no*, Notum; *nor*, Notumrand; *pl*, Pleuren. Vergr. 6.

Querkante des Pronotums wieder. Man sieht, daß mit zunehmendem Alter die Drüsen an Größe bedeutend wachsen, während das hohe Epithel des jungen Käfers allmählich eine starke Reduktion erfährt.

Im vorhergehenden war ausdrücklich gesagt worden, daß die Bildung der einzelligen Hautdrüsen vom LEYDIGschen Typ erst in der Puppe erfolgt.

Ob die Larven primitivere Hautdrüsen als die von LEYDIG beschriebenen Formen besitzen, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, weil ich in der Hypodermis der Larve nie Elemente gefunden habe, deren Drüsennatur aus dem Bau der Zelle klar zu erkennen war.

Nur bei den Haarzellen der Larven könnte man im Zweifel sein, ob sie neben der Bildung des Chitinhaares auch drüsige Funktion übernommen haben. Es ist ja bekannt, daß bei Raupen vieler Schmetterlinge die Haare in Beziehung zu Drüsenzellen stehen, die ein ätzendes

Secret aus den Haaren austreten lassen, wenn die Raupe berührt wird. Ob die Haare der Larven von *Dytiscus* in ähnlicher Weise Beziehung zu einfach gebauten fettabsondernden Drüsenzellen besitzen, kann ich nicht sagen; immerhin möchte ich aber die Möglichkeit andeuten.

a. Vorkommen der Hautdrüsen.

Die Verteilung der Drüsen im Körper von *Dytiscus marginalis* wurde hauptsächlich an einer lückenlosen Querschnittserie eines jungen Käfers untersucht, der sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle konserviert worden war. Zum Vergleich wurden jedoch auch Schnitte durch den alten Käfer herangezogen. Diese Beobachtungen wurden ergänzt durch das Studium dieser Verhältnisse an aufpräparierten Käfern bei starker Lupenvergrößerung.

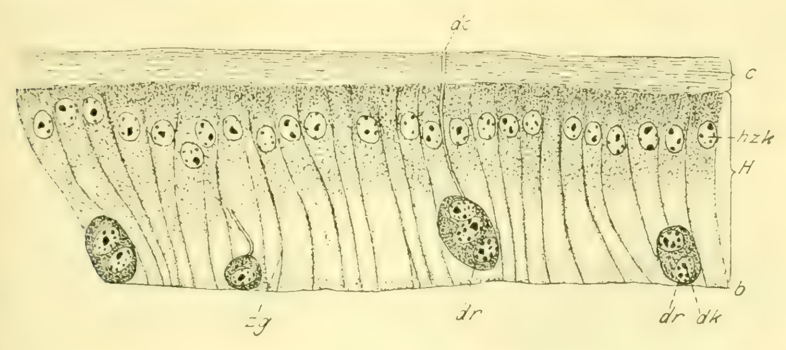


Fig. 17.

Querschnitt durch die Bauchschiene eines mittleren Abdominalsegmentes des Käfers. *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *dc*, Drüsenkanal; *dk*, Drüsenzellkern; *dr*, Drüsenhäufchen; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *zg*, Zellgrenzen; *vs*, Binnenblase. Vergr. 425.

Von den in der Literatur vorhandenen Arbeiten über die Hautdrüsen der Coleopteren ist vor allen andern die Arbeit von LEYDIG zu nennen: Zur Anatomie der Insekten. Über das Vorkommen der Hautdrüsen bei *Dytiscus marginalis* schreibt LEYDIG da ganz allgemein, daß »an manchen Körperstellen die Drüsenzellen durchaus selbständig waren und sich durch eine Membran abgrenzten«. Weiterhin heißt es: »Der Drüsenkörper, d. h. die Drüsenzellen ermangeln nicht selten einer scharf begrenzten Kontur nach außen, so daß die Zellen zu einer granulären Masse zusammenschmelzen, aus der die Kerne und besonders lebhaft die Anfänge der ausführenden Chitinfäden hervorstechen.« Die Fig. 17, ein Querschnitt durch die ventrale Decke eines mittleren Abdominalsegmentes läßt dieses Verhalten der Drüsenzellen erkennen. Sie liegen einzeln oder in Gruppen von zwei oder drei Zellen zusammen

unregelmäßig zwischen den Hypodermiszellen zerstreut; und zwar sind die Drüsen der Basalmembran der Hypodermis genähert. Die aus zwei oder mehreren Zellen bestehenden kleinen Drüsengruppen bilden Paketchen von kugeliger bis eiförmiger Gestalt (Fig. 17 *dp*). Die Zellgrenzen der Drüsen sind an all den Stellen kräftig entwickelt, wo sich die secretorische Zelle gegen die umgebenden Hypodermiszellen abgrenzt. Zwischen den eng aneinander gefügten Elementen einer kleinen Drüsengruppe ist hingegen die Abgrenzung nicht überall deutlich zu erkennen. Jedoch glaube ich nicht, daß die Zellgrenzen zwischen diesen Drüsen fehlen, wie LEYDIG angibt, so daß also eine solche Gruppe ein Syncytium vorstellte. Dagegen spricht das Verhalten der Komplexdrüsen, bei denen die einzelnen Zellen scharf voneinander geschieden sind, obwohl ein viel innigerer Zusammenschluß der ein-

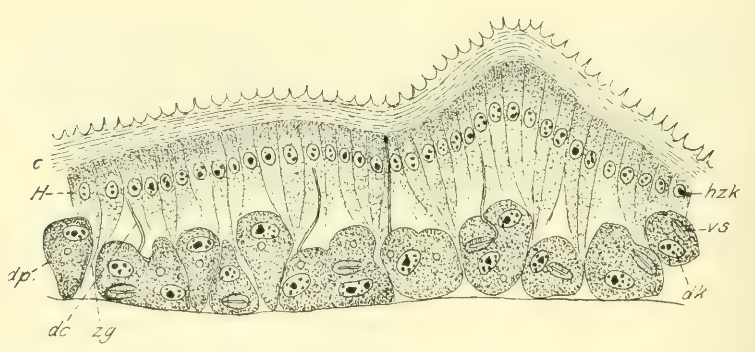


Fig. 18.

Querschnitt durch die Rückendecke eines hinteren Abdominalsegments des Käfers. Bezeichnung wie Fig. 17. Vergr. 360.

zelnen Elemente zu einem Drüsenkomplex besteht, als bei diesen kleinen, in der Hypodermis gelegenen Zellgruppen. Überdies lassen sich auch an derartigen Paketchen zuweilen die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen, wenn auch mit einiger Mühe, erkennen. In den Zeichnungen, Fig. 17 und 18 wurden diese Grenzlinien nicht angedeutet, um den Eindruck, den man beim Beobachten dieser Gruppen mit schwacher Vergrößerung hat, richtig wiederzugeben.

Wenn die Drüsen zahlreicher auftreten, so können sie die unteren Enden der Hypodermiszellen fast vollständig zwischen sich verdrängen. Die einzelnen oder in Gruppen vereinigten Drüsenzellen können sich zu einer einschichtigen Zellage zusammenschließen, die dann die Basalmembran von den Enden der Hypodermiszellen abdrängt. Schnitte, durch die Tergiten der Abdominalsegmente, wo die Drüsen eine derartige

Anordnung besitzen, machen fast den Eindruck, als wäre die Hypodermis zweischichtig (Fig. 18). Gelegentlich können die einzelligen Hautdrüsen in so großer Zahl vorhanden sein, daß sie unter der Hypodermis ein mehrschichtiges Zellager bilden, das an Mächtigkeit die Matrix weit übertrifft (Fig. 12). Dieses Vordringen der Drüsenkomplexe aus der Hypodermis in die Leibeshöhle war schon oben erwähnt worden.

Was nun die Verteilung der Drüsen über die einzelnen Regionen des Körpers anlangt, so konnte sich Leydig »bei *Dytiscus marginalis* überzeugen, daß die Drüsen über die ganze Haut weg vorkommen; ich lernte sie kennen an den Palpen, dem Kopf und Thorax, den Füßen, von den Flügeldecken, selbst an der von den Flügeln bedeckten Rückenpartie fehlten sie nicht, obschon sie hier eine geringere Ausbildung zeigen.« An diese Beobachtungen Leydigs seien noch einige Bemerkungen über denselben Gegenstand angefügt. Besondere Erwähnung verdient der Umstand, daß derartige Drüsen nur in Puppe und Imago vorhanden sind; da ihre Verteilung bei Puppe und Käfer im ganzen übereinstimmt, so sollen diese Verhältnisse nur am Käfer beschrieben werden.

Ganz allgemein betrachtet besteht ein merkwürdiger Unterschied in bezug auf die Verteilung der secretorischen Elemente zwischen der dorsalen und ventralen Körperseite. Während die Rückenseite des Käfers in fast allen Körperregionen sehr reichlich mit einzelligen Hautdrüsen ausgestattet ist, sind dieselben an der Bauchseite viel schwächer entwickelt. Am Kopf befinden sich in der Hypodermis unter Clypeus und Vertex ebenso im Labrum derartig viel Drüsenzellen, daß sie sich ähnlich wie in Fig. 18 zu einer einschichtigen Zellage zusammenschließen, oder aber, daß sie in mehreren Lagen übereinanderliegen. Gleiches Verhalten kann man im Prothorax beobachten, wo unter dem Pronotum, besonders unter der vorderen und hinteren Kante, die Secretherde zu dicken Polstern zusammengedrängt sind. Törne »zählte an verschiedenen Stellen 3000—4000 auf einen Quadratmillimeter«. In den Elytren sind die Zwischenräume zwischen oberer und unterer Cuticula fast durch Anhäufung einzelliger Hautdrüsen ausgefüllt. Infolgedessen wird die dorsale Seite des Käfers reichlich mit Secret versorgt. Dieses glättet die kleinen Unebenheiten der Oberfläche des Chitinpanzers und ermöglicht ein reibungsloses Vorbeigleiten des Wassers an dem Chitin. Gerade an der dorsalen Seite ist diese kräftige Einfettung der Körperoberfläche nötig, weil der Käfer beim Schwimmen den Kopf etwas abwärts geneigt hält, so daß er das Wasser mit Clypeus und Vertex zerteilt. An der breiten Stirnfläche, aber auch an der

Oberfläche von Pronotum und Elytren würde starke Reibung auftreten, die auf die Bewegung des Käfers hemmend einwirken würde.

Die ventralen Partien der Kopfkapsel, Genae und Gula, kommen infolge der schräg abwärts geneigten Haltung des Kopfes bei der Zerteilung des Wassers kaum in Betracht. Deshalb sind die Hautdrüsen hier nur schwach entwickelt. Aber auch die ventrale Seite des Thorax ist nur spärlich mit Drüsen ausgestattet, weil sie vermöge ihrer kahnartigen Form zur Zerteilung des Wassers sehr geeignet ist und deshalb nicht der Einfettung ihrer Oberfläche in dem gleichen Maße wie die dorsale Körperseite bedarf.

Das von den Elytren überdeckte Mesonotum sowie das Metanotum lassen die secretorischen Elemente fast gänzlich vermissen. Hingegen ist die Hypodermis der Rückendecke der Abdominalsegmente mit einzelligen Hautdrüsen ausgestattet. Zweifellos hat hier das Secret in erster Linie den Zweck, die dünne Chitinhaut geschmeidig und biegsam zu erhalten.

Die Bauchschienen des Abdomens, besonders die der letzten Segmente, lassen einen reichlichen Drüsenbesatz erkennen; es ist also auch die breite nur schwach gewölbte Unterseite des Abdomens ebenfalls gut eingefettet, so daß auch an der Bauchseite kaum merkliche Reibung bei der Fortbewegung des Käfers im Wasser auftreten wird. Weiterhin ermöglicht dieses Secret vor allen Dingen auch die reibungslose Bewegung der teleskopartig ineinander geschobenen Bauchschienen des Abdomens gegeneinander; ohne diese Einfettung würden die Bauchschienen sicher nicht so leicht gegeneinander verschoben werden können.

Nach Törne soll das Secret der im Prothorax gelegenen Schreckdrüsen, sowie das der Analdrüsen gemeinsam mit den Absonderungen der einzelligen Hautdrüsen eine Art Firnis abgeben, der die Cuticula unbenetzbar macht. Er schlägt für sie den Namen Firnisdrüsen vor. Abgesehen von der irrigen Auffassung der Funktion der prothoracalen Komplexdrüsen stimme ich der Meinung Törnes bei. Wesenberg-Lund vergleicht das Secret der Hautdrüsen dem Öl, mit dem sich der Wettschwimmer einfettet.

Fehlte jener unbenetzbare Firnisüberzug des Chitins, so würde an der Oberfläche des Käfers immer ein dünner Wasserüberzug infolge der Adhäsion fest anhaften. Beim Schwimmen müßte der Käfer die bedeutenden Cohäsionskräfte zwischen dem umgebenden Wasser und dem ihn durch Adhäsion anhaftenden Wassermantel überwinden. Gerade an der breiten Dorsalseite der Käfers würde diese Hemmung

wegen der großen wirkenden Oberfläche ganz beträchtlich sein. Da aber der fettige Überzug das Chitin unbenetzbar macht, so haftet dem Käfer kein Wassermantel an und deshalb können auch keine die Bewegungen des Käfers hemmende Molekularkräfte an seiner Oberfläche angreifen, oder wie oben gesagt wurde, es wird ein reibungsloses Vorbeigleiten des Wassers an dem Chitin erreicht.

Die Verteilung der Hautdrüsen in den Kauwerkzeugen legt die Vermutung nahe, daß ihr Secret bestimmt ist, wie ein Schmieröl das Aneinandervorbeigleiten der Kauwerkzeuge zu erleichtern, weil sie an jenen Stellen reichlicher entwickelt sind, an denen beim Kauen Reibung verursacht wird. Die secretorischen Elemente sind in dem Labrum, nahe seiner oralen Kante, in mehreren Lagen übereinander gehäuft; in den Mandibeln sind sie besonders unter der stark gewölbten dorsalen Chitindecke zu kleinen Häufchen vereinigt. Reichliche Ausbildung haben sie auch an der Basis der ersten Maxille und in der Nähe der gelenkigen Verbindung zwischen erster und zweiter Maxille erfahren. Im oralen Ende des Labiums fällt an seiner dorsalen Seite ein größerer Secretherd auf, dessen Zellen einen Strang bilden, der in der Medianlinie des Labiums liegt und sich ein beträchtliches Stück weit basalwärts verfolgen läßt. In den Antennen und Palpen liegen die Drüsen einzeln oder in kleinen Gruppen regellos in der Hypodermis verstreut.

Begreiflicherweise werden auch die Gelenke zwischen Rumpf und Extremitäten reichlich mit Secret eingeölt, was sehr wichtig ist, da sonst beim Bewegen der Extremitäten starke Reibung in den Gelenken auftreten würde. So münden z. B. zahlreiche in den Coxen gelegene Hautdrüsen in die Coxalgruben des Mesothorax. Auch in den übrigen Teilen der Beine, im Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus sind sehr viele Hautdrüsen vorhanden, die ursprünglich in der Hypodermis liegen, beim alten Käfer aber in Bündeln von 30—40 Zellen dicht zusammengedrängt sind. Leydig bemerkt von diesen Paketen »daß sich ihre Gänge alle nach einem Punkt richten«. Diese Bündel von Zellen gleichen sehr dem Drüsenhaufen unter dem Pronotum (Fig. 12). An Schnitten durch den Femur des Vorderbeines eines jungen Käfers konnte ich mich denn auch überzeugen, daß die Drüsen zunächst einzeln zwischen den Hypodermiszellen zerstreut liegen, wie das Fig. 16 für die Drüsen des Pronotums darstellt. Ihre Kanäle durchsetzen die Wandung der Extremität nicht zu Bündeln vereinigt in einem Cribellum, sondern ihre Mündungen sind über einen großen Bezirk verteilt.

b. Bau der Hautdrüsen.

Bei einer Besprechung des Baues der einzelligen Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* wird man mit Vorteil von Leydigs Ausführungen über diesen Gegenstand ausgehen. Nach diesem Forscher besteht der Drüsenkörper aus einer »granulären Masse, aus der die Kerne und besonders lebhaft die Anfänge der ausführenden Chitinröhrchen hervorstechen. Was letztere betrifft, so sind sie an ihrem Beginn innerhalb der Zelle hier mehr verdickt als bei allen andern aufgezählten Coleopteren, und die Verdickung scheidet sich in einen centralen Cylinder und in eine davon ziemlich weit abstehende Umhüllung. Aber es tritt auch noch eine andre Bildung hervor, indem zwischen dem inneren Cylinder und der Scheibe zahlreiche Strichelchen verlaufen, die ich für feine Kanäle halte, welche zunächst aus dem Zellraum das Secret in den centralen Cylinder, von dem ich annehmen muß, daß er einem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entspricht, leiten. Der helle, von den Strichelchen durchsetzte Abschnitt ist wohl eine dicke Membran des beginnenden Ausführungsganges«. »Öfters begegnete ich auch Drüsen, bei denen das Lumen des Ausführungsganges mit kleinen, Fettropfen ähnlichen Körpern mehr oder weniger angefüllt war.«

Die Beschreibung der einzelligen Hautdrüsen wurde von späteren Forschern nachgeprüft und erweitert. Besonderes Interesse verwandte man auf das Studium des ellipsoiden Körpers. Trotzdem steht die Beantwortung einer Reihe den feineren Bau dieses Gebildes betreffenden Fragen noch aus. Von den in der Literatur vorhandenen Angaben über Hautdrüsen seien hier nur einige Arbeiten erwähnt, welche unsre Kenntnis dieser Gebilde wesentlich gefördert haben.

In jüngster Zeit hat Törne eine Beschreibung des feineren Baues der Drüsen, besonders der Binnenblase, von *Dytiscus marginalis* gegeben, die eine gewisse Übereinstimmung mit der älteren Auffassung Leydigs zeigt. Der Autor »gelangt zu folgender Vorstellung von dem Bau dieses Teiles der Drüse (Binnenblase): der intracelluläre Teil des Ausführungsganges zieht als ein gerader oder leicht gebogener Schlauch durch die Zelle und besitzt zahllose, äußerst feine, unter rechtem Winkel von ihm abgehende Äste; diese sind alle von gleicher Länge, denn sonst könnte kein so regelmäßig elliptischer und scharfer Kontur um den gestreiften Teil der Zelle entstehen. Man könnte den Ausführungsgang mit einer Lampenbürste vergleichen, der Stiel der letzteren entspricht dann dem außerhalb der Zelle gelegenen Teile, das mit Borsten besetzte Ende dem intracellulären Teile des Ausführungsganges, die

nach allen Seiten vom Stiele abstehenden Borsten den feinen Verästelungen. Denkt man sich das ganze hohl, so hat man ein genaues Bild des merkwürdigen Drüsenausführungsganges. Zu einer ähnlichen Vorstellung war auch LEYDIG im Jahre 1859 gelangt. Er erklärte die Strichelchen ‚. . . für feine . . . Kanälchen . . . welche zunächst aus dem Zellraum das Secret in den centralen Cylinder, von dem ich annehmen muß, daß er einem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entspricht, leiten‘.«

In den weiter unten folgenden Ausführungen werde ich zu der irrigen Auffassung TÖRNES von dem Bau der Binnenblase Stellung nehmen.

Eine ganz andre Ansicht von der Natur der Binnenblase vertreten eine Reihe Forscher; diese Autoren halten die Binnenkapsel für eine hohle Blase, die man etwa mit einer Vacuole in der Drüsenzelle vergleichen kann; dieser Meinung schließe ich mich vollkommen an. Von den einschlägigen Arbeiten, die TÖRNE leider ganz unberücksichtigt gelassen hat, seien hier folgende erwähnt. Zunächst sei bemerkt, daß LEYDIG (1890) seine Beschreibung der Binnenblase dahin abänderte, daß »der von Strichelchen durchsetzte Raum« ihm jetzt »deutlich als eine quergefächerte Kapsel« erscheint. GILSON untersuchte 1888 die Stinkdrüsen von *Blaps mortisaga* und fand in den einzelnen Drüsenzellen Binnenblasen mit ausgeprägter Strahlung um einen centralen Ausführungskanal; er hält die Wandung der Blase, die radiäre Strahlung und sogar den ausleitenden Kanal für »des produits de la différentiation du cytoplasme«.

In den neueren Arbeiten wird die Meinung vertreten, daß das ausleitende Röhrchen aus Chitin besteht, daß aber die übrigen Teile der Binnenblase plasmatischer Natur seien. Zu diesem Ergebnis kommt z. B. WASMANN, der die Hautdrüsen der Ameisen- und Termitengäste eingehend untersuchte. Für *Claviger testaceus* wurde seine Beschreibung 1910 von KRÜGER nachgeprüft und in einigen Punkten erweitert.

HOFFBAUER findet 1892 bei seinem Studium der Drüsen in den Elytren von *Lina populi*, »daß die Wandung des Bläschens keine Durchbohrung besitzt. Die Abgrenzung des Bläschens ist wahrscheinlich eine Verdichtung des wandständigen Plasmas. Die Entleerung des flüssigen Secretes wird durch Transfusion erfolgen«. Sehr eingehend hat DIERCKX (1899) diese Verhältnisse an den Pygidialdrüsen von *Dytiscus* untersucht. Bei meinen Ausführungen über die Hautdrüsen werde ich des öfteren auf diese Arbeit eingehen müssen.

Die Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* besitzen kugelig bis eiförmige Gestalt. Der größte Durchmesser schwankt im allgemeinen zwischen 10—20 μ. Die Zelle ist von einer Membran umgeben. Im Innern der Drüse fallen der Kern und die Binnenkapsel durch ihre Größe auf. Der von einer Membran begrenzte bläschenförmige Kern ist eiförmig oder zuweilen schwach bohnenförmig gekrümmt (Fig. 19 *k*). Das Chromatin (*ch*) ist in kleinen Körnern und größeren Brocken über das Kernnetz verteilt; ein umfangreicher Nucleolus (*n*) ist vorhanden.

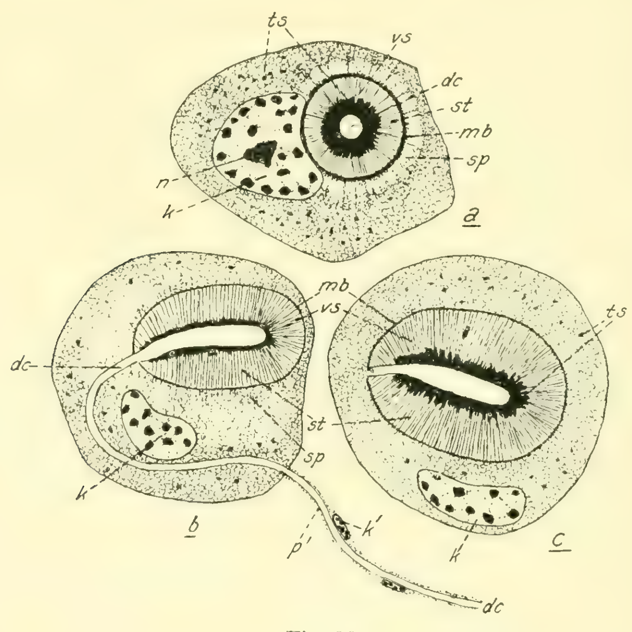


Fig. 19.

Querschnitte durch drei einzellige Hautdrüsen von der Rückendecke eines hinteren Abdominalsegmentes des Käfers. *dc*, ausleitendes Chitinröhrchen; *k*, Kern; k^1, Kern der Matrix des Chitinröhrchens; *mb*, Wandung der Binnenblase; *n*, Nucleolus; p^1, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens; *sp*, Strahlung im Plasma; *st*, Strahlung in der Binnenblase; *ts*, Secretkörnchen. Vergr. 1280.

Das Plasma besitzt schwach netzförmige Struktur; dieselbe kann aber zuweilen undeutlich werden, alsdann macht der Zelleib den Eindruck einer granulierten Masse. In Fig. 19 *b* ist die weitmaschige lockere Netzstruktur besonders klar in dem centralen Teil der Zelle zu erkennen; hingegen besitzt die Zelle *c* vornehmlich an ihrer Peripherie stark granuliertes Plasma. In der Drüse liegen stark färbbare Körnchen (*ts*) unregelmäßig verstreut, die zweifellos bei der Konservierung zu Körnchen erstarrte Secrettröpfchen vorstellen. Ihr verschieden

zahlreiches Auftreten hängt von dem Secretionsstadium ab, in dem sich die Zelle befindet.

Die Ableitung des Secrets aus der Zelle erfolgt mittels eines dünnen Chitinrohres (*dc*). Dasselbe beschreibt in der Drüsenzelle mehrere Bogen und Windungen, tritt dann aus der Zelle heraus, zieht zwischen den Hypodermiszellen hindurch und durchbohrt die Cuticula (Fig. 17 u. 19 *dc*). Dieser Kanal ist nach dem Verlassen der Drüsenzelle von einem feinen Plasmabelag (p') überzogen, in dem kleine ovale chromatinarme Kerne (k') liegen. Die Zahl dieser Kerne gibt an, aus wieviel Zellen die protoplasmatische Hülle, die Matrix dieses Chitinröhrchens besteht.

Törne beobachtete ebenfalls den feinen Plasmabelag der ausleitenden Chitinröhrchen: »Ab und zu konnte ich auch kleine rundliche Kerne vom Habitus der Bindegewebskerne dem Ausführungsgang anliegen sehen, glaube aber, daß sie mehr zufällig in die Lage geraten waren, und nicht als Bestandteil eines eventuell vorhandenen zelligen Beleges des Ausführungsganges aufzufassen sind, da ich sie nur vereinzelt, nicht überall beobachten konnte.«

Dem gegenüber betont aber Krüger, daß die kleinen Kerne an den chitinösen Ausführungsgängen der »Myrmecophilendrüsen I sicher . . . dem Plasmabelag des Ausführungsganges angehören«.

Ferner ist eine Angabe von Dahl zu erwähnen, welche von *Saperda* aussagt: »Hier setzt sich die Drüse zusammen aus einer secernierenden Zelle und einer Zelle, deren Funktion es wohl sein dürfte, den chitinösen Ausführungsgang zu bilden. Wenigstens sieht man in dem Plasmaüberzug des Chitinröhrchens einen lang gestreckten Kern.«

Die Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* sind also mehrzellige Gebilde. Sie bestehen aus einer stark modifizierten Hypodermiszelle, dem Secretherd, und einer Reihe mit der Bildung des chitinösen Drüsenkanals betrauter Matrixzellen, die als verhältnismäßig wenig modifizierte Hypodermiszellen anzusehen sind. Das Chitinröhrchen besitzt in seiner ganzen Länge gleiche Dicke. Nur sein in der Drüse gelegenes blindgeschlossenes Ende ist schwach flaschenförmig aufgetrieben und die Wandungen scheinen etwas stärker chitinisiert zu sein (Fig. 19).

Dieser erweiterte Teil des Rohres steckt in einer geräumigen Blase, der Binnenkapsel (*vs*). Dieselbe kann zuweilen von ansehnlicher Länge sein und folgt dann den Windungen und Krümmungen des Chitinkanals, so daß sie eventuell in ihrem Verlauf scharfe Knikkungen aufweist. Auf Längsschnitten zeigt die Binnenkapsel ellipsoide bis schwach bohnenförmig gekrümmte Gestalt (Fig. 19 *b* u. *c*). Der

kreisförmige Querschnitt besitzt annähernd dieselbe Größe wie der Kern (Fig. 19 *a*). Die geringe Größe der Kerne in Fig. 19 *b* und *c* erklärt sich so, daß der Schnitt die Kerne nur sehr peripher getroffen hat. In den Zellen *b* und *c* von Fig. 19 tritt die außerordentliche Größe der Binnenkapsel im Verhältnis zur Zellgröße besonders hervor. Gegen das Zellplasma ist der ellipsoide Körper durch eine Membran (*mb*) abgegrenzt.

Von dem erweiterten Teil des Chitinröhrchens geht eine feine radiäre Strahlung (*st*) aus; die feinen homogenen Fädchen, die senkrecht auf den Chitinröhrchen stehen, ziehen bis an die Wandung der Blase. Sie bestehen wahrscheinlich aus einem sehr feinen gleichmäßigen hyalinen Plasma; die gleiche Meinung vertritt auch Wasmann, der diese Strahlen in den Hautdrüsen von *Claviger* ebenfalls als Plasmafäden beschreibt. In der Umgebung der Binnenkapsel tritt auch in dem Zellplasma eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Strahlung (*sp*) nach dem ellipsoiden Körper hin auf. Besonders auffällig ist diese Erscheinung in Fig. 19 *a*, wo der Binnenkörper von einem hellen Hof umgeben ist. Die feinen Plasmafäden (*sp*) ziehen von dem dichten Zellplasma durch diesen Hof an die Wandung der Binnenkapsel. Sie liegen in der Verlängerung der zwischen Chitinröhrchen und Blasenwandung ausgespannten Fasern (*st*). Auf die vielleicht vorhandenen Beziehungen dieser Strahlung zur Ausleitung des Secretes soll bei der Beschreibung der Prothoraxdrüsen eingegangen werden.

Die Oberfläche des ausleitenden Chitinkanälchens (*dc*) wird, wenn die Drüse in Secretion begriffen ist, von einer dichten Hülle kleiner Körnchen (*ts*) bedeckt, die sich wie die im Plasma vorkommenden Secretkörnchen färben, die also auch zweifellos Secrettröpfchen sind. Diese Körnchen liegen entweder vereinzelt auf oder zwischen den radiär ausstrahlenden Fasern, oder sie fließen zu einer dichten Schicht zusammen, welche die Oberfläche des Chitinröhrchens vollständig umhüllt (Fig. 19). Da in der Wandung des ausleitenden Kanals keine Öffnungen zu erkennen sind, so muß das Secret durch die feinsten Porenkanälchen des Chitins treten, um nach außen zu gelangen.

Die Wandung (*mb*) der Binnenkapsel ist eine Membran von wechselnder Dicke. Bei stärkerer Vergrößerung löst sich diese auf Schnitten in eine Reihe von Punkten auf. In Fig. 19 *c* ist aber zu erkennen, daß die Punkte in eine homogene Grundsubstanz eingebettet sind; dieselbe tritt bei den Zellen *b* und *c* nicht so stark hervor. Diese Punkte sind, wie das auch Dierckx angibt, die Verbindungsstellen

der Fasern der Binnenkapseln und der Stränge des Zellplasmas. Dierckx konnte feststellen, daß bei den Pygidialdrüsen das Aussehen der Membran je nach dem gebrauchten Fixationsmittel verschieden ist. Die gleiche Beobachtung konnte ich bei den Prothoraxdrüsen machen. Bis zu einem gewissen Grade ist also ein derartiger Einfluß der Konservierungsmittel vorhanden; zum Teil wird das verschiedene Aussehen der Membran aber auch von dem Secretionsstadium abhängen, in dem sich die Zelle gerade befindet. Diesen Umstand hat Dierckx unberücksichtigt gelassen. Einige diesbezügliche Beobachtungen konnte ich an den für diese Untersuchungen günstigeren Komplexdrüsen machen; dieselben sollen weiter unten erwähnt werden. Aber auch bei Benutzung ein und desselben Konservierungsmittels zeigt die Membran gelegentlich verschiedenes Aussehen, so sind z. B. Fig. 19 *a, b, c* nach drei Zellen gezeichnet, die dicht nebeneinander in einem Schnitt liegen, und trotzdem besitzen die Membranen verschiedene Stärke. Das Objekt war mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviert. Dierckx glaubt auf Grund dieser Tatsachen auf Verschiedenheiten in dem feineren Bau der Membran in benachbarten Zellen schließen zu müssen. Nach seiner Meinung ist die Wandung der Blase aus dem netzförmig wabigen Plasma »par la simple régularisation et la soudure en résau des trabécules suivant une surface sphérique« entstanden.

Diese »scharfe Kontur um den gestreiften Teil der Zelle« (Binnenblase) kommt nach Törne so zustande, daß die unter rechtem Winkel von dem centralen Kanal abgehenden Ästchen gleiche Länge besitzen. Er hat also die Membran, die Wandung der Blase, nicht gesehen.

Jene unter rechtem Winkel vom ausleitenden »Schlauch« abgehenden Ästchen sind nach Törne chitinisiert. Nun haben aber Gilson, Dierckx und Wasmann die plasmatische Natur jener Strahlen oder Fasern in der Binnenblase nachgewiesen. Törne führt als Stütze für seine Behauptung die Tatsache an, daß bei Einwirkung von kalter Kalilauge das Plasma der Drüsenzelle sehr bald aufgelöst wird, die radiär gestrichelte Zone viel länger widersteht und der Ausführungsgang sogar in kochender Kalilauge nur sehr wenig angegriffen wird. Aber der Umstand, daß sich die radiär gestrichelte Zone auch in kalter Kalilauge löst, beweist doch die plasmatische Natur dieser Bildung. Wenn diese Partie der Einwirkung des Reagens länger widersteht, so erklärt sich das einfach so, daß die Wandung der Binnenblase aus einem verdichteten modifizierten Plasma besteht, welches langsamer von der Lauge aufgelöst wird und das Eindringen des Stoffes in die Binnenblase eine Zeitlang verhindert. Ist aber die Wandung erst

aufgelöst, dann werden die feinen Plasmafäden in der Blase auch sehr bald zerstört.

Gilson hat schon beobachtet, daß Wandung und Fasern der Binnenblase widerstandsfähiger gegen die Zerstörung durch Reagenzien sind, als das übrige Plasma.

Wären jene Ästchen feine Chitinröhrchen, wie Törne behauptet, so müßte man ihre Einmündung in den ausführenden »Schlauch« sehen können. In Wirklichkeit ist die Wandung des chitinösen Sammelkanals vollkommen glatt; Durchbohrungen sind selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht festzustellen. Die Meinung der Mehrzahl der Autoren geht dahin, daß die Binnenkapsel eine Blase ist. Die Abgrenzung des Zellplasmas gegen diesen Hohlraum geschieht durch eine feste Membran, wie alle Forscher mit Ausnahme von Törne übereinstimmend angeben; am frischen Material ist dieselbe sehr deutlich zu erkennen. Die Wandung der Blase ist nach Hoffbauer ein verdichtetes wandständiges Plasma, welches keine Poren besitzt. Auch Dierckx läßt die Membran aus dem Zellplasma hervorgehen. Die bei starker Vergrößerung in der Wandung hervortretenden intensiv gefärbten Punkte sind die Verbindungsstellen zwischen den Strängen des Zellplasmas und den Fasern in der Binnenblase.

Meine Auffassung von der Membran deckt sich im wesentlichen mit den Ansichten der oben erwähnten Forscher. Die Wandung der Binnenkapsel ist ein alloplasmatisches Organ, d. h. sie besteht aus einem Plasma, das durch gewisse Modifikationen an eine bestimmte Funktion angepaßt ist und sich von dem übrigen Zellplasma unterscheidet. Die Funktion dieser Plasmamembran besteht darin, daß sie den Hohlraum der Blase gegen den Plasmaleib der Zelle abschließt. Die Membran besitzt Durchbohrungen, durch die pseudopodienartige dünne Plasmafäden aus der Zelle heraus in den Hohlraum der Kapsel treten und bis an die Wandung des Chitinröhrchens ziehen. Die dunkel gefärbten Punkte, die man bei starker Vergrößerung in der Membran erkennt, sind jene Durchbohrungen. Dieselben erscheinen dunkler als die übrigen Partien der Membran, weil sie von den Plasmafäden, die zur Chitinröhre ziehen, erfüllt sind. Diese Auffassung vom Bau der Binnenkapsel ist auf die Ergebnisse der Untersuchung der Komplexdrüsen des Prothorax begründet. Da nun aber alle Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* nach demselben Grundplan gebaut sind, so scheint nichts dagegen zu sprechen, die an dem besonders günstigen Objekt gewonnenen Resultate auch auf die in Rede stehenden einzelligen Hautdrüsen auszudehnen.

II. Die Drüsenpakete.

In diesem Abschnitt sollen eine Reihe von Drüsenbildungen zusammengefaßt werden, die Übergänge zwischen den einzelligen Hautdrüsen und den Komplexdrüsen vorstellen. Im wesentlichen sind es drei Momente, die eine Weiterentwicklung von den einzelligen Hautdrüsen zu kompliziert gebauten zusammengesetzten Drüsenbildungen bewirken. Durch das Zusammentreten einer großen Zahl von einzelligen Hautdrüsen zu einem festgefügten Drüsenhaufen entsteht ein räumlich scharf begrenztes Drüsenpaket. Der feste Zusammenschluß der einzelnen Zellen zu einer Einheit dokumentiert sich dann auf einer nächst höheren Organisationsstufe in der Vereinigung der ausleitenden Chitinröhrchen zu einem gemeinsamen Strang, der die Körperwand in einem Cribellum durchsetzt. Endlich kann der histologische Bau der einzelnen Elemente eines solchen zusammengesetzten Secretherdes specifische Modifikationen erfahren.

Auch andre Autoren bezeichnen Vereinigungen von einzelligen Hautdrüsen als Einheiten, Drüsenorgane. Als Beispiel sei die von DIERCKX beschriebene »glande anexe« der Pygidialdrüsen von *Carabus granulatus* genannt. An der Mündung der Pygidialdrüsen dieses Käfers liegt ein Haufe einzelliger Hautdrüsen, dessen ausleitende Chitinröhrchen an einer eng umschriebenen Stelle der Wandung des Ausführungsganges der Pygidialdrüsen münden. Die Drüsenzellen bilden einen festgefügten Haufen; ihre Chitinröhrchen verlaufen dicht zusammengedrängt und ordnen sich zu einem Bündel an. »Il en résulte un ensemble nettement délimité et charactéristique que nous sommes tentés de comparer à un lobe de la glande pseudo-acinose du *Blaps*«.

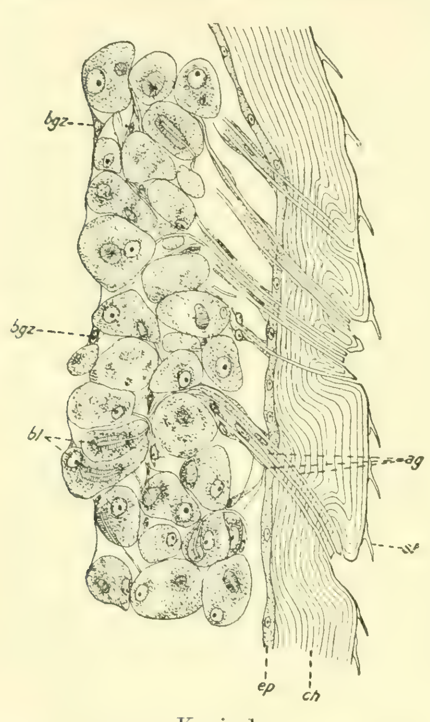
WASMANN und KRÜGER bezeichnen bei *Claviger testaceus* als »Myrmecophilendrüsen« Bündel von einzelligen Hautdrüsen, deren ausleitende Kanälchen in Strängen vereinigt zur Körperwand ziehen und dieselbe in Cribellen durchsetzen. Diese Drüsenzellen bilden »umfangreiche Drüsenbüschel, deren einzelne Zellen gruppenweise zu rosettenförmigen Lobes secreteures oder Pseudoacini (GILSON 89, DIERCKX 99) vereinigt sind.« Ich möchte diese Bildungen zu den Drüsenpaketen rechnen und die Bezeichnung »Pseudoacinus« für komplizierter gebaute Drüsenbildungen aufsparen.

Bei der Entwicklung der hier zu besprechenden Drüsen brauchen jedoch nicht alle drei Momente gemeinsam mitzuwirken, vielmehr vereinigen diese Secretherde immer nur zwei der oben angeführten Charaktere in sich, so daß also mehrere Typen von Drüsenpaketen

nebeneinander möglich sind. Diese verschiedenen Formen sollen im folgenden näher betrachtet werden.

a. Erster Typ.

Die dem einfachsten Typ angehörenden Drüsenpakete unterscheiden sich nur wenig von den dichten Lagern einzelliger Hautdrüsen, wie wir sie etwa unter dem Pronotum fanden. Während aber die gewöhnliche Anhäufung der Secretherde zur Bildung flacher weitausgedehnter Lager führte, die sich nur schlecht begrenzen lassen, sind die in Frage stehenden Drüsenpakete auf kleine engumschriebene Bezirke der Körperwand beschränkt. Mehrere derartige Drüsenpakete hat Demandt an dem Geschlechtsapparat beschrieben. Zur näheren Betrachtung sei eines jener keilförmigen Drüsenpakete gewählt, die dem Teil des Präputiums aufgelagert sind, der zwischen den ventralen Kanten der Parameren ausgespannt ist (Kopie 1). Die einzelnen Zellen des Polsters liegen in mehreren Lagen übereinander dieser Membran (*ch* + *ep*) auf. Sie sind vollständig in die Leibeshöhle hinein verlagert; die Matrix der chitinösen Membran des Präputiums ist ein sehr flaches Epithel (*ep*). Die secernierenden Zellen lassen



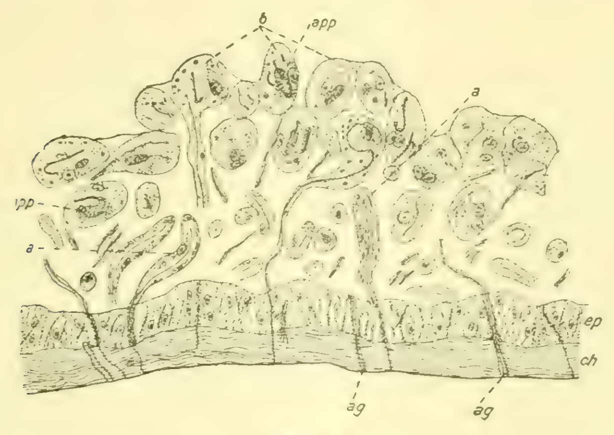
Kopie 1.

Schnitt durch ein Drüsenpolster des Präputiums. *ag*, Ausführungsgänge mit radiär gestreifter Blase (*bl*) in den Drüsenzellen endigend. Das Epithel des Präputiums (*ep*) mit sehr starker chitinöser Cuticula (*ch*), welche mit Stacheln (*st*) besetzt ist. (Vergr. 300 : 1). C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912. S. 294. Fig. 74.

noch keinen Zusammenschluß zu einzelnen Gruppen erkennen, sondern sie liegen wirr durcheinander; hingegen vereinigen sich je vier bis fünf ausleitende Chitinröhrchen (*ag*) zu Bündeln, die dann die Körperdecke gemeinsam durchsetzen, um dann »am Grunde grubenförmiger Einsenkungen des Chitinbeleges des Präputiums nach außen zu münden«. Derartige gemeinsame Mündungen einer Reihe von ausleitenden Chitin-

röhrchen sind in großer Zahl im Bereich des Drüsenpaketes auf dem Präputium verteilt. Der feste Zusammenhalt der einzelnen secretorischen Elemente zu einem Paket wird dadurch erhöht, daß zwischen den Drüsenzellen Bindegewebszellen (*bgz*) verstreut sind, deren Fibrillen sich zwischen den Drüsenzellen hindurchziehen und so ein dichtes filziges Polster bilden; dasselbe ist gegen die Leibeshöhle durch eine »Membrana propria« abgegrenzt (Demandt, Fig. 74, Kop. 1).

Die Bindegewebszellen hat auch Demandt »überall zwischen den Drüsenzellen und ihren Ausführungsgängen« gesehen. Ich möchte aber auch auf die Möglichkeit hinweisen, daß die als Bindegewebs-



Kopie 2.

Drüsen des Scheidenrohres. *ep*, Hypodermis mit Chitinbelag (*ch*); *a*, schlauchförmige, *b*, kugelige Drüsenzellen; *app*, ausführender Apparat; *ag*, Ausführungsgang. Vergr. 216 : 1. C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912. S. 229. Fig. 35.

zellen beschriebenen Gebilde zum größten Teil zu den feinen plasmatischen Hüllen der ausleitenden Chitinröhren gehören, die das ganze Drüsenpolster durchsetzen. Bei der Konservierung und beim Schneiden können kleine kernhaltige Fetzen dieser Hüllen von ihren Chitinröhrchen abgerissen sein und nun frei zwischen den Drüsenzellen liegen. Da die einzelnen Elemente der Drüsenpakete ein gänzlich regelloses Gewirr bilden, so kann man sich über die wahre Natur der kleinen Kerne keine Klarheit verschaffen. Bei den Komplexdrüsen erlaubt die regelmäßige und übersichtliche Anordnung der Elemente mit Sicherheit festzustellen, daß jene kleinen Kerne, die hier als Bindegewebskerne bezeichnet werden, immer zu den Plasmasäumen der ausleitenden Chitinröhrchen gehören, also ectodermaler Herkunft sind.

Der Bau der Drüsenzellen stimmt mit dem der Hautdrüsen überein.

Da Demandt diese Verhältnisse schon richtig beschrieben hat, so erübrigt sich wohl ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand.

Am männlichen Geschlechtsapparat kommen diese Drüsenpakete hauptsächlich an dem Präputium vor, und zwar liegen sie nach Demandt in dem blindgeschlossenen Beutel, den das Präputium zwischen den Parameren bildet. »Der Abschnitt des Präputiums, der sich zwischen den ventralen Kanten der Parameren ausspannt, ist äußerst dick und gallertig, da ihm im Innern des Beutels zwei keilförmige Drüsenpakete aufliegen. Diese Drüsen münden nach außen auf den unterhalb der Membran gelagerten Penis aus.«

Ein drittes Drüsenpaket liegt weit vorn am Penis in der Partie des Präputiums, die von der dorsalen Kante des Penis nach den Ventralkanten der Parameren zieht. »Die Drüsen münden in den Raum, der von den Parameren und der starken Krümmung des Penis umschlossen wird. Daher stammt auch das gelbe flockige Secret, welches sich zu jeder Zeit in dem Raum vorfindet.«

Einige weitere hierher zu zählende Drüsenpakete hat Blunck am Penis beschrieben. Dieselben sind bedeutend kleiner als die im Präputium gelegenen, so daß sie nur auf Schnitten zu finden sind. Zwei Pakete umfassen ringförmig die Mündung des Ductus ejaculatorius (Blunck, Fig. 36, 1 *Dr* u. 2 *Dr*); sie entsenden »ihre zu Strängen von vier und mehr Elementen sich vereinigenden Ausführungskanäle in die Penisrinne«. Das Secret dieser Drüsen umhüllt nach Blunck als eine dünne Membran, als »Patronenhülse«, die Spermatophore.

Schließlich sei ein Drüsenpaket erwähnt, das Blunck in der Penisspitze fand. Dieses Paket weicht insofern etwas von dem gewöhnlichen Bauplan ab, als die Drüsenmündungen nicht in unmittelbarer Nähe der Secretherde gelegen sind. Hier ziehen vielmehr die Chitinkanäle von den Drüsen zur Penisspitze; sie durchsetzen aber die Wandung des Penis nicht gemeinsam an einer Stelle, sondern die Cuticula wird in der Umgebung des Penisknopfes von den getrennt mündenden Röhrchen perforiert (Blunck, Fig. 36 3 *Dr*); »das im Bereich des Penisknopfes austretende Secret dürfte die mit ihm bei der Copula in Verbindung tretende Legescheide vor Verletzung schützen«.

Auch am weiblichen Geschlechtsapparat hat Demandt solche Drüsenpakete beobachtet. Dieselben sind im wesentlichen auf den Befruchtungsgang beschränkt. »An dem Drüsenpolster des Befruchtungsganges sind zwei Regionen zu unterscheiden: die Hauptmasse liegt hervorgewölbt aus der Begattungstasche als Wulst nach

außen. Der andre Komplex liegt zwischen Ringmuskulatur und Epithel der Begattungstasche zu beiden Seiten des Befruchtungsganges.« Dieser zweite Komplex zieht als ein Drüsenstrang am Hals der Begattungstasche entlang und geht auf die Scheide über, wo er allmählich nach hinten an Stärke abnimmt, »um vor dem Eintritt der Scheide in den Legesäbel zu endigen«; auch hier behält er seine »Lagerung zu beiden Seiten des Lumens« der Vagina.

Auch dieses Drüsenpaket zeigt wieder den schon oben besprochenen Aufbau aus einzelligen Hautdrüsen, die durch Bindegewebsfibrillen untereinander verbunden sind. Die ausleitenden Chitinröhrchen ziehen zur Wandung des Befruchtungsganges, ohne dabei untereinander in Beziehung zu treten. Die Ausmündungen sind über die ganze Länge des Befruchtungsganges verteilt. Die Zellen besitzen den schon oben erörterten typischen Bau der einzelligen Hautdrüsen. Auch DEMANDT gibt eine kurze Beschreibung der histologischen Verhältnisse.

Auf einen Punkt dieser Darstellung möchte ich hier etwas näher eingehen. DEMANDT schreibt: »Nach seinem Eintritt in die Zelle bildet der Ausführungsgang stets ein oder zwei Schleifen und endigt dann in einen komplizierten Apparat (Binnenkapsel, Verfasser). Derselbe ist verschieden geformt: birnförmig, walzenförmig oder fast kugelig. Dieser Körper besteht aus einer großen Anzahl feinster ellipsoidischer Tuben, die alle in den centralen Ausführungskanal einmünden. Um ihn herum liegt ein großer, runder, heller Hof, der als Sammelblase anzusehen ist (Fig. 34).« Diese Darstellung ist an Hand von »mit Osmiumsäure schwach gefärbten Totalpräparaten in Glyzerin« gegeben. Sie erinnert an die von TÖRNE vertretene Auffassung des Baues der Binnenblase. Ein Totalpräparat mußte diese Verhältnisse vortäuschen, weil an ihm der feinere Bau der Binnenkapsel nicht deutlich zu erkennen ist; vor allen Dingen treten die feinen Plasmafäden, die von der Wandung der Blase zum Chitinröhrchen ziehen, vollständig zurück. Schnittserien führten mich zu folgender Deutung. Das Secret ist an der Wandung des ausleitenden Kanals in Form großer ellipsoider Tropfen an der Basis der feinen Plasmastränge angeordnet, wie das an der Fig. 19 zu erkennen ist. Diese Secrettropfen haben die »feinsten ellipsoidischen Tuben« vorgetäuscht. Im übrigen stimme ich mit den Ausführungen DEMANDTs vollkommen überein.

b. Zweiter Typ.

Einem zweiten Typ gehört eine Reihe von Drüsen an, die an den Kauwerkzeugen unsers Käfers vorkommen. Gegen die eben behan-

delten Drüsenpakete ist insofern ein Fortschritt vorhanden, als die Mündungen der ausleitenden Kanäle sich nicht mehr über eine ausgedehnte Region der Körperwand verteilen, sondern daß sie auf einen kleinen Raum eng zusammengedrängt sind. Diese Stelle der Körperwand wird von den zahlreichen Chitinröhrchen siebartig durchbohrt. Auch hierfür ein Beispiel.

Die zu betrachtende Drüse liegt an der Basis der Kauwerkzeuge dicht an der weichhäutigen Verbindung zwischen erster und zweiter Maxille. Fig. 20 gibt einen Teil eines Querschnittes durch den Kopf und zwar durch die Ansatzstelle der ersten Maxille am Schädel. Das

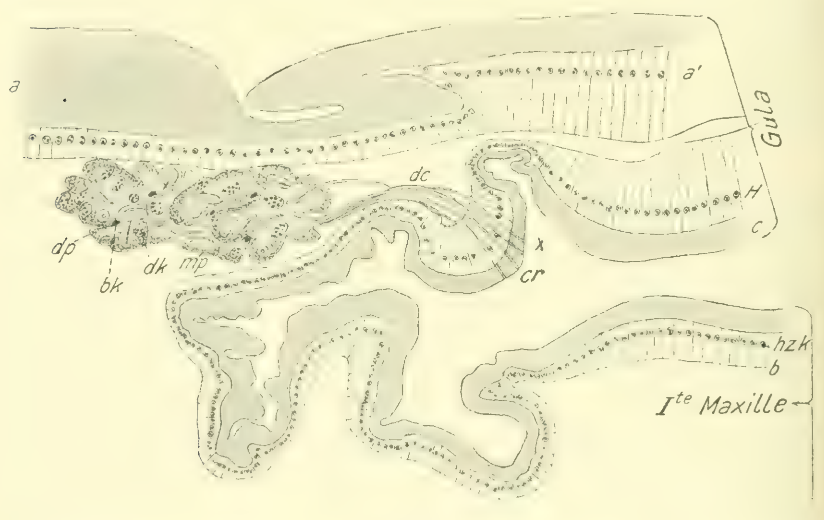


Fig. 20.

Querschnitt durch die Ansatzstelle der ersten Maxille am Schädel. *b*, Basalmembran; *bk*, Bindegewebskern; *c*, Cuticula; *cr*, Cribellum; *dc*, ausleitendes Kanälchen; *dk*, Drüsenkern; *dp*, Drüsenpaket; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *k'*, Kern der Matrix des ausleitenden Röhrchens; *mp*, Membrana propria; p^1, Plasma der Matrix des ausleitenden Röhrchens. Vergr. 150.

Drüsenpaket (*dp*) liegt der ventralen Wandung der Gula dicht auf. Es besteht aus einem Haufen von vielleicht 80 Zellen, die in mehreren Lagen übereinander liegen. Das Drüsenpaket ist in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse flach, scheibenförmig ausgebreitet, so daß es im Querschnitt die Form einer langgestreckten Ellipse besitzt. Es wird von einer dünnen Membran, einer Membrana propria (*mp*) umhüllt. Die einzelnen secretorischen Elemente werden auch wieder durch Bindegewebsfibrillen fest zusammengehalten. Die Bindegewebszellen sind an ihren kleinen Kernen (*bk*) kenntlich (Fig. 20 *bk*). Die einzelnen Zellen sind enger aneinander gedrängt als in den am

Geschlechtsapparat gelegenen Drüsenpaketen; infolgedessen sind zwischen den einzelnen Elementen einer Drüse nirgends Lücken vorhanden.

Die einzelligen Secretherde zeigen keine Abweichungen von dem bekannten Bau der Hautdrüsen. Die ausleitenden Kanäle (*dc*) der secernierenden Zellen bahnen sich ihren Weg zwischen den Drüsen und Bindegewebszellen hindurch, bis sie die der Mündungsstelle zugewandte Oberfläche des Paketes erreichen. Sie ziehen dann in Bündeln vereinigt zur Körperdecke. Dabei können die Plasmabelege (*p′*) der Röhren eines Bündels miteinander verschmelzen (Fig. 21 *p′*). Zwischen den Kanälen (*dc*) liegen die kleinen länglichen Kerne (*k′*) dieses Plasmasaumes (*p′*). Die einzelnen Kanäle kommunizieren jedoch nicht miteinander. Sie ziehen an die weichhäutige Verbindungsstelle zwischen I. Maxille und Schädelkapsel und durchbohren die Körperwand dicht nebeneinander (*cr*), um ihr Secret über die Oberfläche der faltenreichen Gelenkhaut zwischen erster Maxille und Gula, bzw. zweiter Maxille, zu ergießen. Auf Schnittbildern (Fig. 21) sieht man immer nur eine geringe Zahl von mündenden Kanälen; an der Schnittserie ließ sich feststellen, daß die Mündungen aller Drüsenzellen auf der halbkugeligen Vorwölbung der Gelenkhaut an der Stelle (*cr*) Fig. 20 gelegen sind. Infolgedessen wird die Cuticula bei *cr* siebartig durchbohrt. Ein Aufsichtsbild der Mündungszone würde das Cribellum besser erkennen lassen. Es wird also hier an einer Stelle, wo sehr leicht starke Reibung auftreten kann, das Secret von sehr vielen Drüsenzellen austreten, die von ihrer Wirkungsstelle entfernt an einem geeigneten Platze im Körper liegen.



Fig. 21.
Stelle der Fig. 20 bei *x* stärker vergrößert. Bezeichnung wie Fig. 20. Vergr. 800.

Drüsenpakete von ganz dem gleichen Bau finden sich auch an der Basis der andern Mundgliedmaßen. Auf jeder Seite des

Kopfes mündet also eine Drüse in die Gelenkfalte zwischen Labrum und Mandibel, eine zweite mündet zwischen Mandibel und I. Maxille und die dritte zwischen I. und II. Maxille. Aus der Lage der Secretherde kann man schließen, daß ihr Secret als Schmieröl die Gelenke zwischen Kopfkapsel und Kauwerkzeugen einfettet, und so die beim Kauen an diesen Stellen sicher auftretende Reibung vermindert.

Ähnliche Funktion haben wahrscheinlich auch die beiden Drüsenpakete, die in dem nach unten umgeschlagenen Teile des Labrums, dem oberen Dache der Mundhöhle, liegen. Die Austrittsstellen des Secrets befinden sich auswärts in einigem Abstand von den Sinneskolben des Labrums. Ihr Secret erleichtert das Vorbeigleiten des Oberkiefers an der oralen Kante des Labrums.

Auch in dem Oberkiefer ist je ein kleines Drüsenpaket entwickelt; es mündet in der dorsalen Wandung nahe der tiefen am proximalen Ende der Mandibel gelegenen Grube. Diese Pakete sind also Schmierdrüsen; sie haben nichts mit den bei andern Coleopteren beschriebenen Speicheldrüsen zu tun.

c. Dritter Typ.

Während die Vervollkommnung der Organisation der eben geschilderten Drüsenpakete die morphologische Seite betraf, findet in dem dritten Typ auch eine Weiterentwicklung des histologischen Baues der einzelnen Elemente eines Drüsenpaketes statt. Grob morphologisch betrachtet bieten diese Drüsen dasselbe Bild des oben erörterten ersten Typ; sie unterscheiden sich aber von ihm durch specifische Modifikationen des feineren Baues der Secretherde. Dieser dritte Typ wird repräsentiert durch die Drüsen des Scheidenrohres.

Auch diese Drüsen sind von Demandt eingehend untersucht worden. Ihre Lagebeziehung zum Geschlechtsapparat geht aus folgendem hervor: »Die Membran des Scheidenrohres ist in dem Abschnitte, welcher von der Naht der Seitenspangen zu den Genitalklappen zieht, infolge eines aufgelagerten Drüsenpolsters schwammig aufgetrieben. Die Drüsen liegen auf der Innenseite des ausgestülpten Scheidenrohres. Ihre Ausführungsgänge, welche die Membran durchsetzen, münden also in diesem Falle nach außen. In der Ruhelage liegen sie auf der den Genitalklappen zugewandten Seite der Membran, münden also in den Raum, welcher den Legesäbel enthält, die Spermatophorentasche. Daraus geht hervor, daß sie nur für die Ruhelage von Bedeutung sein können und ihre Aufgabe ist es jedenfalls, den Legesäbel

und besonders die Membran selber einzufetten, damit das Ausstülpen des Säbels erleichtert wird.«

In diesem Drüsenpolster kann man zwei Formen von Drüsenzellen unterscheiden. »Die innere Lage des Polsters wird hauptsächlich gebildet von einzelligen schlauchförmigen Drüsen. Sie sind keulenförmig und von mäßiger Länge. Der Ausführungsgang zieht sich durch sie hindurch fast bis zu ihrem Ende und ist in seinem hinteren Abschnitte umsäumt von einem hellen Hofe, welcher bei starker Vergrößerung eine sehr schwache Strahlung nach dem Ausführungsgang hin erkennen läßt« (Kop. 2, s. S. 441, DEMANDT, Fig. 35).

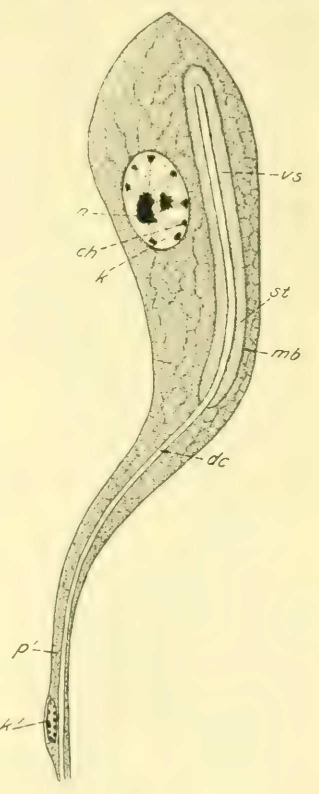


Fig. 22.
Längsschnitt durch eine Drüse der inneren Lage der Drüsen des Scheidenrohres. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinrohr; *k*, Kern; *k'*, Kern der Matrix des Röhrchens; *mb*, Wandung der Blase; *n*, Nucleolus; *p'*, Plasma der Matrix des Röhrchens; *st*, Strahlung in der Blase. Vergr. 1200.

Diese Zellen zeigen meist einige Krümmungen in ihrem Verlauf. Ihre größte Länge beträgt etwa 8 μ und ihr Durchmesser an der breitesten Stelle etwa 1—2 μ. Ganz besondere Beachtung verdient der Umstand, daß die eigentliche Drüsenzelle sich allmählich verjüngt und direkt in den Plasmabelag des ausleitenden Kanals übergeht. Der kleine Kern im unteren Teil der Zelle (Fig. 22 *k'*) ist ein Kern der Matrix des Chitinröhrchens. Zwischen dem zu diesem Kern gehörigen Plasmabelag des ausleitenden Kanals und dem Plasma der Drüsenzelle ist keine Grenze zu erkennen, obwohl das Objekt mit FLEMMINGscher Lösung sehr gut konserviert war. In diesem Punkte unterscheiden sich diese Drüsen also stark von den gewöhnlichen einzelligen Hautdrüsen, wo immer eine scharfe Scheidung zwischen der Drüsenzelle und den mit der Bildung des Chitinkanals betrauten Hilfszellen vorhanden ist.

Interessant ist, daß KRÜGER in den Zellen eines Drüsenbüschels, »das sich zwischen Penis und Enddarm« von *Claviger* »eindrängt«, ganz ähnliche Verhältnisse fand. Die Zellen unterscheiden sich von

den übrigen Drüsen dadurch, daß sie außer den kleinen Kernen der Matrix des ausleitenden Kanals »einen Zellkern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Zelle . . . zeigen«, . . . »für die ich in der von mir gelesenen Literatur keine Parallele fand«. »Da der Sammelkanal die zu diesem Kern gehörige Zelle durchsetzt, . . . so könnte man sie vielleicht für eine Stützzelle desselben halten«.

Der Kanal zeigt in seiner ganzen Länge gleiche Weite; es fehlt ihm also die flaschenförmige Auftreibung seines oberen Endes, die bei den Hauptdrüsen zu beobachten war. Dieses hintere Ende des Chitinkanals steckt in der Binnenkapsel (*vs*). Dieselbe ist außerordentlich lang und schmal. Sie folgt den Krümmungen des ausleitenden Kanals und umhüllt ihn fast in der ganzen Länge seines Verlaufes in der Drüsenzelle. Sie kann noch größer sein, als in Fig. 22 dargestellt ist. Ein Vergleich der Fig. 22 und 19 läßt den Unterschied der Größenverhältnisse der Binnenkapsel bei diesen Drüsen und den typischen einzelligen Hautdrüsen sofort erkennen. Die Wandung (*mb*) der Binnenkapsel ist äußerst fein (Fig. 22 *mb*). Bei starker Vergrößerung lassen sich auch dunkel gefärbte Punkte in derselben erkennen. Das Zellplasma ist in der unmittelbaren Umgebung der Binnenkapsel verdichtet und stark granuliert, so daß die eigentliche Membran der Binnenkapsel fast ganz verdeckt wird. Von den stark tingierten punktförmigen Verdickungen in der Wandung der Blase ziehen sehr dünne, kaum sichtbare Plasmafäden (*st*) an den ausleitenden Chitinkanal. Die Oberfläche desselben ist übersät mit kleinen schwarzen Körnchen, den Secrettropfen. Das Plasma besitzt eine sehr feine netzförmige Struktur. Einzelne Plasmafasern treten durch ihre starke Färbbarkeit besonders hervor. Auch in der Umgebung des Kernes ist das Plasma stark granuliert. Der große bläschenförmige Kern liegt im oberen Ende der Drüsenzelle. Das reichlich vorhandene Chromatin (*ch*) ist in Brocken von ansehnlicher Größe über das Kernnetz verteilt. Ein Nucleolus (*n*) von beträchtlicher Größe ist meist im centralen Teil des Kernes gelegen.

»Die äußere Lage des Drüsenpolsters wird gebildet von Zellen, welche ebenfalls schlauchförmig, jedoch an ihrem Ende kugelartig verbreitert sind.« Diese zweite Art von Drüsenzellen (Fig. 23) ist im allgemeinen etwas länger als die oben beschriebenen. Sie messen etwa 10—15 μ. Das »kugelig« oder besser gesagt birnförmig erweiterte Ende der Drüsenzellen besitzt einen Durchmesser von 3 μ. Diese Partie der Zellen enthält die Binnenkapsel (*vs*) und den Kern (*k*). Die Zelle verjüngt sich nach unten stark und sendet einen schlauchförmigen

Fortsatz aus, in dem der ausführende Kanal (*dc*) verläuft. Dieser Fortsatz geht allmählich in die Matrix des ausleitenden Kanals über; also auch hier ist anscheinend keine scharfe Trennung vorhanden zwischen der Drüse und den Hilfszellen, die mit der Bildung des ausleitenden Kanals betraut sind. Immerhin ist an diesen Drüsenzellen schon eine klarere Scheidung ausgeprägt zwischen dem vorwiegend secretorischen, birnförmig erweiterten Teil der Zelle und dem schlauchförmigen Fortsatz, der sich wohl kaum an der Secretion beteiligt und dessen Aufgabe wohl allein in der Bildung des Chitinrohres besteht. Diese Drüsen stellen also eine Übergangsform von den schlauchförmigen zu den typischen Hautdrüsen vor, bei denen eine scharfe Scheidung besteht zwischen der eigentlichen Drüsenzelle und den Hilfszellen, den nur schwach modifizierten Hypodermiszellen, deren einzige Funktion die Bildung des Chitinröhrchens ist.

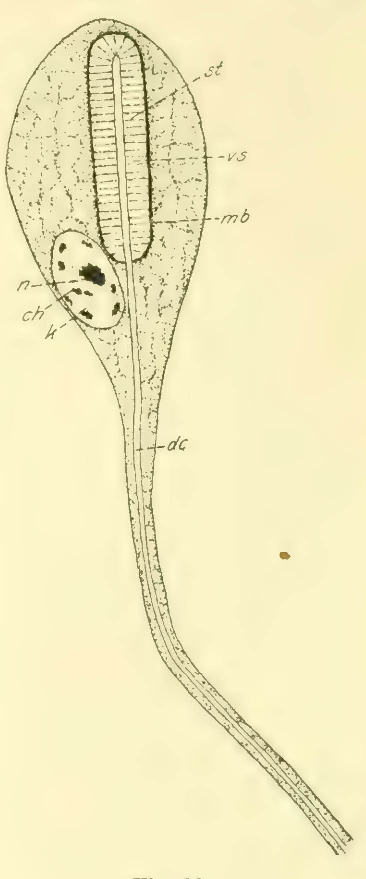


Fig. 23.
Längsschnitt durch eine Drüse der äußeren Lage der Drüsen des Scheidenrohres. Bezeichnung wie Fig. 20. Vergr. 1050.

Die Binnenkapsel (Fig. 23 *vs*) ist ein walzenförmiger, gerade gestreckter oder schwach gekrümmter Körper; sie ist kaum halb so lang, wie die der schlauchförmigen Drüsen, dagegen breiter und somit gedrungener als jene. Die Membran (*mb*) tritt auf Schnitten als dunkel gefärbte punktierte Linie scharf hervor. Die Plasmafäden (*st*), die von der Wandung an den Chitinkanal ziehen, sind kräftig entwickelt. Die Binnenkapsel zeigt also annähernd dieselben Strukturverhältnisse wie die einer gewöhnlichen Hautdrüse.

Auch in diesem Punkte zeigt sich der Übergangscharakter dieser Drüsenzellen. Der ausleitende Kanal (*dc*) kann nach dem Verlassen der Binnenkapsel einige Schleifen in der Zelle bilden, oder er wendet sich sofort, wie in Fig. 23 gezeichnet ist, seiner Mündung zu.

Der Kern (*k*) besitzt neben einem Nucleolus (*n*) von ansehnlicher Größe eine beträchtliche Menge von granuliertem Chromatin (*ch*). Das Plasma läßt eine feine netzförmige Struktur erkennen. In der Umgebung von Kern und Binnenkapsel ist es granuliert. In dem Plasma ist eine radiäre Strahlung nach der Wandung der Binnenkapsel hin nicht zu bemerken.

Die Secrettröpfchen sind sehr klein; sie liegen in dem Plasma zerstreut und heben sich kaum ab. Die dunkle Färbung der Wandung der Binnenblase wird vielleicht durch zahlreiche Secretkörnchen hervorgerufen, die ihr ein- oder aufgelagert sind. Die »Vacuolen wechselnder Größe, die mit einer schmutziggrauen Substanz erfüllt sind, welche jedenfalls als vorgebildetes Secret auzusehen ist,« waren an gut konservierten Drüsen nicht vorhanden.

In der Literatur findet sich die Beschreibung von ganz ähnlich gebauten Drüsen. Dierckx beobachtete bei verschiedenen Carabiden an den Membranen der Geschlechtsapparate Polster von einzelligen Hautdrüsen, die zwei Zellformen erkennen ließen; die einen waren spindelförmig, die andern kugelig bis keulig. Die letzteren hatten eine kleine, aber deutlich erkennbare Binnenblase, während die spindelförmigen Drüsen eine derartige Differenzierung vermissen ließen. Ihr Chitinkanal lag direkt in das Plasma eingebettet. Gilson, der diese Drüsen bei *Carabus catenulatus* untersucht hat, gibt an, daß in der Umgebung des Röhrchens eine radiäre strahlige Anordnung des Plasmas zu beobachten sei. Auch in der Zeichnung von Dierckx ist ein dichter Plasmasaum um das Rohr herum angedeutet. Vergleicht man mit diesen Angaben die obenstehende Beschreibung Demandts der schlauchförmigen Drüsen, so erkennt man, daß es sich hier um Drüsen handelt, die denen des Scheidenrohres von *Dytiscus* sehr ähnlich sind. Ich bin übrigens geneigt, anzunehmen, daß man an den spindelförmigen Drüsen von *Carabus* die Binnenblase bei geeigneter Konservierung und an günstigen Präparaten ganz ebenso wie bei *Dytiscus* wird feststellen können.

III. Die Komplexdrüsen.

Die Komplexdrüsen stellen einen bedeutend höher organisierten Typ dar als die Drüsenpakete. Die Weiterentwicklung der letzteren wird durch eine Vervollkommnung des feineren Baues der sezernierenden Elemente angebahnt; dazu kommt dann aber die Ausbildung eines sekundären Ausleitungskanals. Diese Neuerwerbung ermöglicht die Weiterentwicklung der zusammengesetzten Secretherde über die Drüsen-

pakete hinaus zu den Komplexdrüsen. Der sekundäre Ausleitungskanal ist eine Einsenkung der Körperwand von der Oberfläche aus ins Innere des Körpers nach den Drüsen hin. In diesen Kanal münden die feinen Chitinröhrchen der einzelnen Drüsenzellen.

Die Zahl der in den verschiedenen Familien der Insekten bekannt gewordenen Komplexdrüsen ist ebenso groß wie die Mannigfaltigkeit der beschriebenen Formen. Berlese unterscheidet die mehrzelligen Drüsen in »ghiandole pluricellulare semplice« und »ghiandole pluricellulare composte«. Eine Drüse gehört zu der zweiten Klasse, wenn jede secernierende Zelle, wie die Hautdrüsen von *Dytiscus*, einen chitinösen Ausführungsgang besitzt, der in einen sekundären Ausleitungskanal, eine Einstülpung der Körperwand, mündet. Haben die Drüsenzellen jedoch an Stelle der vielen einzelnen Chitinröhrchen nur einen einzigen chitinösen Ausführgang ausgeschieden, um den herum sie angeordnet sind, so gehören sie zur ersten Gruppe.

Die »ghiandole pluricellulare semplice« können jedoch ganz wie die »composte« sehr hoch entwickelte Formen aufweisen, wenn nämlich zu dem eigentlichen Drüsenabschnitt ein sekundärer Ausführungsgang hinzutritt.

Die bei *Dytiscus marginalis* vorkommenden Komplexdrüsen sind typische »ghiandole pluricellulare composte«, und zwar bilden sie einige interessante, von den Schemata Berleses abweichende Variationen dieses Drüsentyps, die in ihrer Verbreitung auf *Dytiscus* beschränkt sind und nur entfernte Beziehung zu den beschriebenen Drüsenformen aufweisen.

In die Gruppe der »ghiandole pluricellulare composte« gehörige Komplexdrüsen von geradezu schematisch einfachem Bau hat Hoffbauer bei einigen Coleopteren beschrieben. In den Elytren von Chrysomeliden fand er eine große Zahl von Drüsen, deren Mündungen in einer Reihe hintereinander am Randsaum der Elytren von der Flügelwurzel bis zur Spitze lagen. »Ein entweder einfach zapfenförmig gestalteter oder in kurze Äste sich gabelnder Sammelkanal von 0,1 mm Länge im Mittel ist in der unteren frei in das Flügellumen hineinragenden Strecke mit siebförmigen Durchbohrungen versehen, den Eintrittsstellen feiner chitiniger Kanäle, welche im Innern ebensovieler einzelliger flaschenförmig gestalteter Drüsen verlaufen. Die Drüsenzelle sitzt mit ihrer äußeren Wandung unmittelbar der Matrix, welche die Wandung des Sammelkanals bekleidet, an.«

Da beide Teile einer Komplexdrüse, der secretorische Abschnitt und der Ausleitungskanal, unabhängig voneinander eine geringere

oder weitergehende Vervollkommnung ihrer Organisation erfahren können, so ist die Möglichkeit für das Auftreten verschiedener Formen von Komplexdrüsen gegeben. Bei *Dytiscus marginalis* treffen wir drei Formen an, die Schreckdrüsen, die pseudoacinösen Drüsen und die Pygidialdrüsen.

a. Die Schreckdrüsen.

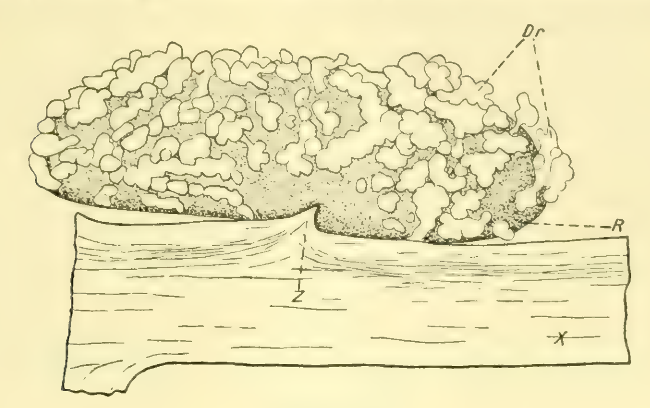
Die Schreckdrüsen unterscheiden sich in Bau und vor allem in ihrer physiologischen Bedeutung von den übrigen Komplexdrüsen des *Dytiscus marginalis*. Eine Untersuchung dieser im Prothorax gelegenen Drüsen ist von H. Blunck gegeben worden. Sie macht ein nochmaliges Eingehen auf die anatomischen Verhältnisse dieses Organs unnötig. Da aber im folgenden eine die Histologie betreffende Erweiterung dieser Beschreibung gegeben werden soll, so ist es vielleicht von Vorteil, wenn an Hand der Blunckschen Arbeit die anatomischen Verhältnisse hier noch einmal skizziert werden.

1. Bau der Schreckdrüsen.

»Am Vorderrand des Prothorax liegt unmittelbar unter der Rückenhaut, zum größten Teil unter dem nach unten und rückwärts in scharfem Winkel eingeschlagenen Notumrande versteckt, jederseits . . . ein im Corpus adiposum eingebetteter . . . Drüsenkomplex . . . Dieser zerfällt in einen secretorischen Teil und eine Sammelblase.« »Die Sammelblase erscheint in gefülltem Zustand als ein querübergestreckter etwa bohnenförmiger, 3,5 mm langer und 1,4 mm breiter Sack.« Die Säcke »münden direkt«, also ohne abgesetzten Ausführungsgang, auf ihrer Breitseite an den kleinen zahnartigen Vorsprüngen (*z*) des eingeschlagenen Notumrandes in einem schmalen Spalt nach außen (Kop. 3, Fig. 2, Blunck). »Die Wandung des Sammelbehälters besteht aus einem einschichtigen Epithel, das in die Körperhypodermis übergeht und wie diese die Cuticula, eine chitinöse Intima abgeschieden hat (Kop. 4, Fig. 7, Blunck *s*). Diese ist unregelmäßig, längs und quer gefaltet und auf der dem Kopf abgewandten Seite etwas dicker als in den der Sackmündung genäherten Partien. Bei älteren Käfern sind die Epithelzellen bis auf ihre Kerne rückgebildet. Die Histologie des Reservoirs legt nahe, dieses als eine Falte der Hypodermis und der Cuticula aufzufassen.«

»Die secretorischen Elemente . . . bestehen aus großen Drüsenzellen, die sich mehr oder weniger zahlreich zu Komplexen von wechselnder Größe zusammenschließen und der Wandung des Sammel-

behälters aufliegen (Kop. 3 *Dr*). Die Zellhaufen stehen untereinander nicht in Verbindung, schließen sich aber auf der dem Notum zugekehrten



Kopie 3.

Rechte Komplexdrüse, bei *Z* am umgeschlagenen Notumrand *x* mündend. *Dr*, die secretorischen Elemente, welche dem Reservoir *R* aufliegen. Vergrößerung 20 : 1. H. Blunck, Die Schreckdrüsen des *Dytiscus* und ihr Secret. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. S. 498. Fig. 2. 1912.



Kopie 4.

Kleiner Abschnitt der Sackwand *s* mit ihren Drüsenzellen. *HD*, einzellige Hautdrüsen; *E*, Binnenblase; *Ep*, Epithel der Sammelblase; *G*, Ausführgang; *GD*, die secretorischen Elemente der Komplexdrüse; *Bd*, Kanalbündel; *Bgz*, Begleitzellen; *s*, Lumen der Sammelblase. Vergr. 350 : 1. H. Blunck, Die Schreckdrüsen des *Dytiscus* und ihr Secret. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912. S. 503. Fig. 7.

Reservoirhälfte so dicht zusammen, daß sie die Sackwandung zum großen Teil verdecken.« »Ihre Ausführungsgänge vereinigen sich zu

mehr oder minder starken Bündeln, in denen die Elemente getrennt und parallel nebeneinander herlaufen (Kop. 4, *Bd*). Diese Drüsenkanalbündel sind von einer zelligen Hülle mit wenigen langgestreckten Kernen umkleidet« (Kop. 4 *Bd*).

Der sekundäre Ausleitungsgang, die Einstülpung der Körperdecke, ist also an diesen Drüsen zu einer geräumigen Sammelblase entwickelt. Ein besonderer von BLUNCK aufgefundener Muskel »musculus apertor glandulae prothoracis« öffnet durch seine Kontraktion die Mündungsstelle derselben und übt gleichzeitig einen Druck auf das Reservoir aus, so daß der Austritt von Flüssigkeit erfolgt. Dieser hohen Entwicklung des sekundären Ausleitungskanals steht eine verhältnismäßig primitive Organisation des secretorischen Teiles dieser Drüsen gegenüber. Derselbe besteht aus Paketen von Drüsen, die nach ihrer äußeren Form dem zweiten Typ der Drüsenpakete zuzurechnen wären. Immerhin hat aber auch dieser Abschnitt eine weitere Entwicklung über die Drüsenpakete hinaus erfahren. Diese Drüsenkomplexe vereinigen nämlich alle drei den Fortschritt der Organisation eines zusammengesetzten Secretherdes bedingenden Momente in einem Drüsenpaket. Jedes Drüsenbündel stellt also einen von einer Membrana propria umhüllten festgefügten Haufen einzelliger Hautdrüsen dar. Die ausleitenden Kanäle vereinigen sich zu Bündeln und durchsetzen die Wandung der Sammelblase in einem Cribellum. Schließlich haben alle Zellen dieser Drüsenhaufen eine charakteristische Modifikation ihrer histologischen Struktur erfahren.

Ähnliche Drüsenformen sind häufig in andern Gruppen beschrieben worden. So besitzen z. B. die Drüsen der Mandibeln von *Myrmica rubra* nach JANET einen Bau, der nur insofern von dem der Schreckdrüsen abweicht, als der secretorische Abschnitt nur aus einem Drüsenpaket besteht. Der Stinkapparat von *Lacon murinus*, einem Coleopter, besteht aus zwei kurzen, hornförmig gekrümmten durchscheinenden Schläuchen, die im letzten sichtbaren Abdominalsegment liegen. Am Grunde dieser ausstülpbaren Säcke münden die gruppenweise vereinigten langen, vielfach verschlungenen Ausführungsgänge von kugeligen Drüsenzellen.

Auch die lebhaft gefärbten Warzen, welche Vertreter der Gattung *Malachius* »auf den Seiten des Pro- und Mesothorax und der Mitte des Abdomens« hervortreten lassen, weisen insofern eine Beziehung zu den Schreckdrüsen auf, als sie in der Ruhelage in das Innere des Körpers eingestülpt sind. Ihre Wandung ist durchbrochen von den

ausleitenden Chitinröhren zahlreicher einzelliger Hautdrüsen. Die Kanälchen vereinigen sich jedoch nicht zu Bündeln.

Die Histologie der secretorischen Elemente stimmt bei allen Komplexdrüsen überein. Eingehender mögen diese Verhältnisse an den Schreckdrüsen untersucht werden, doch sei gleich hier bemerkt, daß die folgenden Ausführungen auch für die übrigen Komplexdrüsen gelten.

2. Histologie der Prothoraxdrüsen.

Im allgemeinen wird eine Drüsenzelle in verschiedenen Secretionsstadien verschiedenes Aussehen zeigen. Will man die an der Drüse parallel zur Secretion vorgehenden Veränderungen untersuchen, so empfiehlt es sich, diese Studien an einem Objekt vorzunehmen, das in lebhafter Secretion begriffen ist. Die Schreckdrüsen eignen sich besonders für die Untersuchung der Histologie, weil man dieselben vermöge ihrer Größe und ihrer Lage dicht unter dem Pronotum leicht aus dem Körper herauspräparieren und schnell konservieren kann. Dazu kommt noch der glückliche Umstand, daß die Drüse experimenteller Beeinflussung zugänglich ist.

Um möglichst verschiedenartige Secretionsstadien zu erhalten, wurde folgendermaßen verfahren. Eine Reihe frisch gefangener Käfer, deren Drüsenreservoire mit Secret angefüllt waren, wurden solange gereizt, bis sie ihr Secret möglichst vollständig abgegeben hatten. Sie wurden am Thorax ergriffen und mit der dorsalen Schädelseite auf die Tischplatte aufgestoßen. Dabei wird der Kopf stark auf die Ventralseite gebogen; infolgedessen wird die Nackenhaut stark gespannt, und es öffnet sich der »spaltenförmige Excretionsporus des Reservoirs«, der »für gewöhnlich dank der Elastizität des ihn verdeckenden Chitins zugeklemmt wird«. Das Secret der Drüse tritt in mehreren großen Tropfen aus. In gefülltem Zustand schimmert das Reservoir infolge seines bläulich-milchigen Inhaltes durch das Pronotum durch; nach der Entleerung ist die Drüse nicht mehr zu erkennen. Die so behandelten Käfer wurden in ein Aquarium gesetzt und gut gefüttert.

Durch diese Abzapfung des Secrets aus dem Reservoir wird nicht direkt auf den eigentlichen Secretionsherd, die Drüsenbündel, eingewirkt. Aber man kann sich vorstellen, daß der Käfer bestrebt sein wird, durch gesteigerte Tätigkeit seiner Drüsen das Reservoir wieder zu füllen, und so das Verteidigungsorgan wieder in funktionsfähigen Zustand zu versetzen. Und in der Tat ist nach etwa 20 Tagen, wie Blunck fand, schon wieder so viel Secret gebildet, daß man dem Käfer

aufs neue einige Tropfen Secret abzapfen kann. Die Drüsen wurden 2, 4, 6, 8 usw. Tage nach der Reizung konserviert; auf diesem Wege wurden die verschiedenen Secretionsstadien erhalten.

Auch an Schnittbildern kann man einen Einfluß des experimentellen Eingriffes auf die Secretion der Drüse nachweisen. Während ein Schnitt durch eine ungereizte Prothoraxdrüse in benachbarten Zellen die verschiedensten Secretionsstadien erkennen läßt, zeigen die Schnitte durch gereizte Drüsen ein sehr einförmiges Bild. Fast alle Elemente eines Schnittes befinden sich anscheinend auf demselben Secretionsstadium. Diese Erscheinung erklärt sich so, daß die Zellen, welche in Secretion begriffen sind, durch die Reizung indirekt angeregt werden, ihr Secret schneller als gewöhnlich abzugeben, um dann von neuem mit der Secretbildung zu beginnen. Auch jene Zellen, die im Moment der Reizung im Ruhezustand waren, nehmen die Secretion wieder auf. So wird erreicht, daß einige Tage nach der Reizung fast alle Zellen einer Drüse annähernd auf demselben Secretionsstadium sind. Selbstverständlich finden sich dazwischen auch Zellen, die davon eine Ausnahme machen. Diese Zellen waren im Augenblick der Reizung schon in einem mittleren Secretionsstadium begriffen. Sie machen unabhängig von ihren Nachbarn ihre Secretionsperiode zu Ende durch. Es scheint sich hier eine Möglichkeit zu bieten, die ungefähre Dauer einer Secretionsperiode der Drüsenzelle, die also alle Phasen der Secretion umfaßt, zu ermitteln. Meine darauf gerichteten Untersuchungen gaben leider keine eindeutigen Ergebnisse.

In der Arbeit Bluncks werden die histologischen Verhältnisse der Drüse folgendermaßen beschrieben. »Jede Drüsenzelle zeigt im wesentlichen dieselbe so überaus charakteristische histologische Struktur, wie sie den einzelligen Hautdrüsen zugrunde liegt. Die Gestalt der Zellen wechselt. Die wenigen isoliert liegenden nehmen Ellipsoid- oder Kugelform an, während bei allen übrigen sich die Wände durch den Druck der Nachbarzellen abplatten.« »Jede Zelle besitzt außer dem großen Kern mit einem am frischen Material sehr deutlich zu erkennenden Nucleolus in dem sehr reichlichen Protoplasma noch eine eigenartige intracelluläre Differenzierung, die ich als Binnenblase bezeichnen möchte. Sie erscheint als ein ellipsoides, stark lichtbrechendes Gebilde mit dicker, radiär gestreifter Wandung und einem von einer chitinösen Pellicula begrenzten engen Lumen, das in einen, die Zelle verlassenden, ebenfalls chitinösen Kanal übergeht.«

Auch die specifischen Modifikationen, durch welche sich diese Zellen von den einzelligen Hautdrüsen unterscheiden, hat Blunck

richtig erkannt. »Sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, daß ihre Kerne verhältnismäßig größer sind, der plasmatische Teil der Zelle an Masse mehr hervortritt und eine dichtere Struktur zeigt, daß der ellipsoide Körper bedeutend kleiner ist und eine radiäre Streifung nicht so klar erkennen läßt.«

In dem Kapitel »einzellige Hautdrüsen« war eine Reihe von Literaturangaben zusammengetragen worden, welche den Bau der secretorischen Elemente betreffen. In diesem Abschnitt sollen die Ausführungen, welche die Secretion der Drüsenzellen zum Gegenstand haben, mehr in den Vordergrund treten. Von vornherein muß da bemerkt werden, daß die Secretionsvorgänge in den Drüsen der Insekten nicht so eingehend untersucht worden sind wie jene bei Wirbeltieren. Wohl liegen eine Reihe von Arbeiten vor, welche die Veränderungen der Drüsenzellen während ihrer Funktion genau verfolgen. Es seien da nur die eingehenden Untersuchungen der Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* und andern Formen durch VERSON, PLOTNIKOW und SCHULZE erwähnt; oder um einige Untersuchungen an Komplexdrüsen zu nennen FAURÉ-FREMIET: Etude des Glandes labiales des Hydrocorises, sowie BORDAS: Glandes céphaliques des Chenilles de Lépidoptères und schließlich ELMASSIAN: Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tiques.

Diese Arbeiten beschreiben aber alle Verhältnisse, die sich von den hier in Frage stehenden so weit unterscheiden, daß eine Heranziehung dieser Angaben zum Vergleich nur in sehr geringem Maße angängig ist. Die erwähnten Arbeiten beschäftigen sich mit Drüsenformen, die keine Binnenblase besitzen. Das Vorhandensein dieses intracellulären Ausführungsganges gibt den Secretionsvorgängen unsrer Drüsen aber gerade ihr charakteristisches Gepräge. Eine neuere Arbeit, die sich eingehend mit diesen Verhältnissen bei den Coleopteren beschäftigt, ist mir nicht bekannt geworden. Es bleiben also nur die kurzen, gelegentlichen Bemerkungen bezüglich der Secretion, die sich in den schon oben häufiger zitierten Arbeiten anatomisch-histologischen Charakters vorfinden.

Die ovalen bis kugeligen Drüsenzellen besitzen eine Größe von 40—50 μ. Die verschiedenen Formen der Zellen in Fig. 24—29 kommen dadurch zustande, daß sich die benachbarten Zellen eines Paketes gegeneinander abplatten. Die einzelnen Elemente eines Drüsenpaketes sind durch Zellgrenzen voneinander abgeschieden. Das Plasma ist wabig netzförmig gebaut. Die Knotenpunkte des Netzwerkes sind stark verdickt, so daß eventuell das Plasma eher granuliert als wabig

aussieht. Dieses Verhalten ist hauptsächlich zu Beginn einer Secretionsperiode zu beobachten. Fig. 24 gibt eine Zelle, die sich zur Secretbildung anschickt: ihr Plasma ist sehr dicht und grob granuliert. Im weiteren Verlauf der Secretion tritt die Granulation mehr zurück und die Netzstruktur kommt besser zum Ausdruck (Fig. 28).

Krüger bemerkt über das Plasma der Drüsenzellen von *Claviger testaceus*, daß es »bei manchen Tieren gleichmäßig fein granuliert ist, bei andern enthält es kleine lichte Bläschen, die zuweilen so massen-

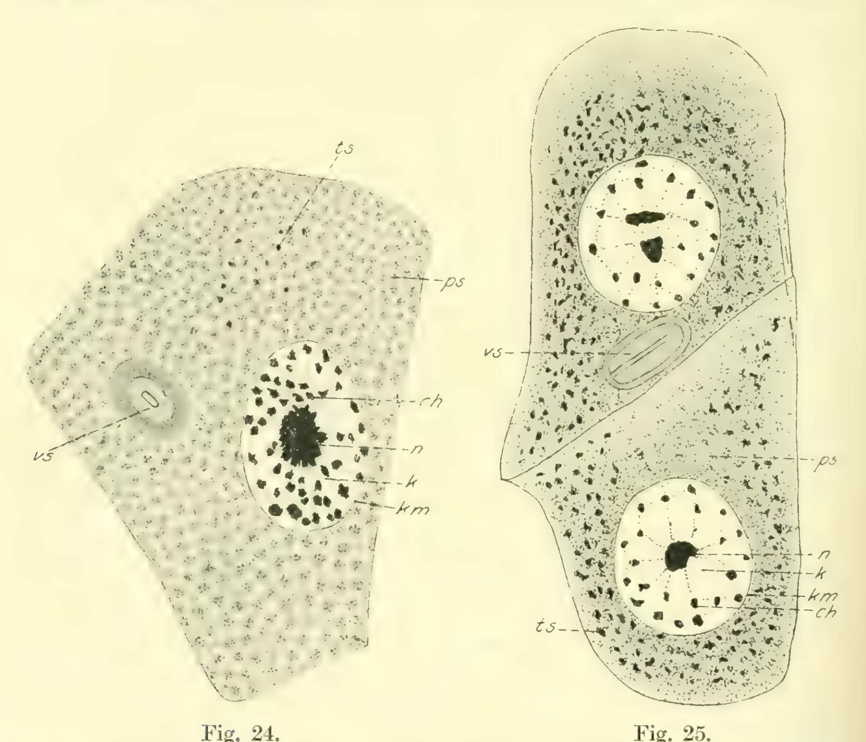


Fig. 24. Fig. 25.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. *ch*, Chromatin; *k*, Kern; *km*, Kernmembran; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *ts*, Secret; *vs*, Binnenblase. Fig. 24, Vergr. 1300. Fig. 25, Vergr. 1120.

haft auftreten, daß das körnige Protoplasma die Zelle nur noch in Form feiner Stränge durchzieht« (ausgesprochene netzförmige Plasmastruktur). »In allen diesen verschiedenen Zuständen, die offenbar Stadien der Secretion bedeuten« usw. Gelegentlich ist um den Kern und um die Binnenkapsel herum das Plasma dichter als an der Peripherie der Zelle (Fig. 25 u. 27).

In dem Plasma fallen stark tingierte Körnchen, die Secrettröpfchen (*ts*), auf. Ihre Bildung erfolgt anscheinend in den verdickten

Knotenpunkten des Wabenwerks des Plasmas. Jedenfalls ist während der Secretbildung das Plasma auffallend granuliert (Fig. 24, oberer Teil der Zelle). Dafür sprechen auch folgende Bemerkungen WASMANNS: »Das Protoplasma des Zelleibes zeigt eine mehr oder minder dichte zartmaschige Netzstruktur, an der feine Granula aufgereiht sind und die bis zu einer äußerst dichten und feinen Granulierung des ganzen Zelleibes übergehen kann.« (Drüsenzelle von *Chaetopristhes*) und an andrer Stelle: »Die Granula sind an den Wänden und Berührungspunkten der Alveolen (Waben des Plasmas) verteilt.«

Das Secret erscheint zunächst in Form kleiner mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin tiefschwarz gefärbter Körnchen, die allmählich an Zahl und Größe zunehmen. Sie wachsen zu kugeligen, komma- bis bandförmigen schwach gekrümmten Gebilden heran (Fig. 26 u. 27). Die Secretkörnchen reifen also heran. Ob ihre Entstehung vornehmlich in der Umgebung des Kernes, unter seiner Mitwirkung erfolgt, konnte ich nicht feststellen. Für diese durch die KORSCHELTschen Untersuchungen sehr wahrscheinlich gemachte Auffassung spricht der Umstand, daß auf einem jungen Stadium, wo die Bildung des Secretes im vollen Gange war, die Secrettröpfchen in einem girlandenförmigen Strang dicht um den Kern herum angeordnet waren (Fig. 25). Eine Abgabe von geformter Kernsubstanz an das Zellplasma zum Zweck der Secretbildung, wie sie jüngst ELMASSIAN (1910) in den Speicheldrüsen einiger *Ixodes*-Arten beschrieben hat, scheint bei *Dytiscus* nicht vorzukommen.

Auf einem älteren Secretionsstadium geben die Körnchen ihre Anordnung um den Kern herum auf und gruppieren sich um die Binnenkapsel (Fig. 26). Es können dann die peripheren Bezirke der Zelle schon ganz secretfrei sein, während in der Umgebung der Binnenkapsel reichlich Secret vorhanden ist (Fig. 27). Auch DIERCKX beschreibt in den Pygidialdrüsen eine reichliche Anhäufung der gelben Secrettröpfchen um die Binnenkapsel herum. Dieses Verhalten des Secrets spricht dafür, daß es auf irgendeine Weise von den peripheren Partien der Zellen zur Binnenkapsel gelangt. Unklar ist, ob die Tröpfchen dahin fließen, oder vom Plasma transportiert werden. Das weitere Schicksal des Secretes wird weiter unten erörtert werden.

Der bläschenförmige Kern (*k*) besitzt ansehnliche Größe; er ist kugelig bis eiförmig und von einer Membran (*km*) umgeben. Sein Aussehen ändert sich im Verlauf der Secretion. Man gewinnt den Eindruck, als ob zu Beginn einer Secretionsperiode von dem großen gezackten unregelmäßig geformten Nucleolus (*n*) körnige Teile sich

ablösen und in den Kern einwandern. In Fig. 24 sind solche Chromatinteile im Begriff, auf den Fäden des Reticulums vom Nucleolus an die Peripherie des Kernes zu wandern. Das Chromatin (*ch*) erfüllt alsdann den Kern als eine granuläre spongiöse Masse. Diese Form des Kernes deutet auf eine lebhafte Tätigkeit der Zelle, weil durch eine derartige Verteilung die wirksame Oberfläche des Chromatins vergrößert, das Chromatin also aktiviert wird. Dieses spongiöse Chromatin verschwindet im Verlauf der Secretion; in den Schlußphasen

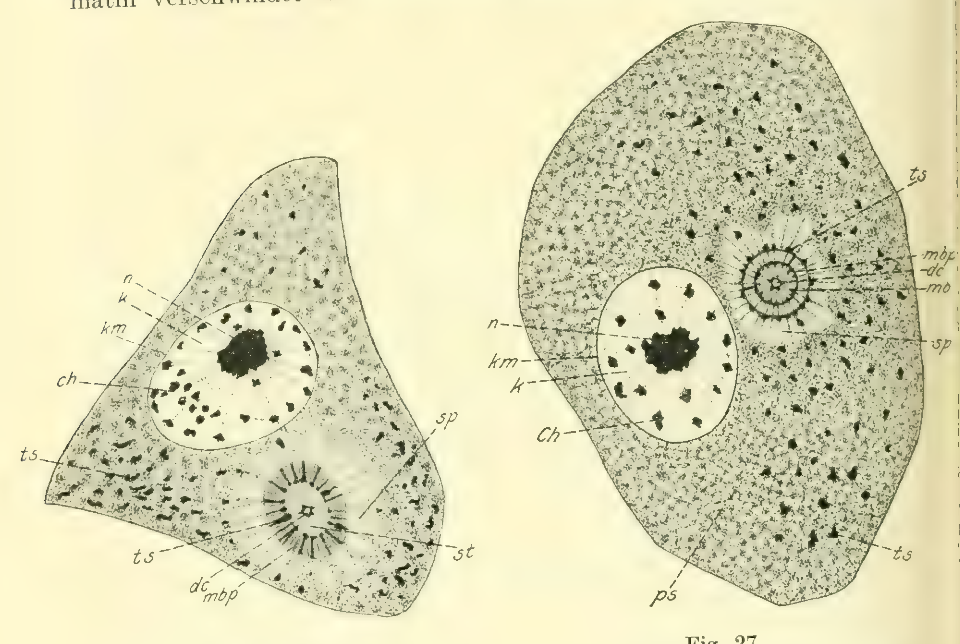


Fig. 26. Fig. 27.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *k*, Kern; k^1, Kern der Matrix des Röhrchens; *km*, Kernmembran; *mbp*, Durchbohrung der *mb* Wandung der Binnenblase; *n*, Nucleolus; p^1, Plasma der Matrix des Röhrchens; *ps*, Plasma; *sp*, Plasmastrahlung um die Binnenblase herum; *st*, Plasmafäden in der Binnenblase; *vs*, Binnenblase. Fig. 26, Vergr. 1600. Fig. 27. Vergr. 1300.

besitzt der Kern nur noch den Nucleolus und wenige Chromatinkörnchen (Fig. 28 u. 27).

Ein sehr ähnliches Verhalten der Kerne im Verlaufe der Secretion beschreibt Elmassian für die Speicheldrüsen einiger *Ixodes*. Die Secretionsperiode dieser Drüsen beginnt mit einer Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus, indem dieser heranwächst und durch Teilung Chromatinelemente in den Kern schickt, die dann allerdings bei diesem Objekt aus dem Kern in das Zellplasma auswandern. Am Ende einer

Secretionsperiode enthält der Kern nur noch den Nucleolus und wenig körnchenförmiges Chromatin.

Die Binnenkapsel (*cs*) ist kleiner als die einer einzelligen Hautdrüse. Ein Vergleich der Fig. 19 und 26, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, läßt diesen Unterschied erkennen. Auch die Länge der Binnenkapsel ist geringer als die in den einzelligen Hautdrüsen. Wie schon oben angeführt wurde, hat auch Blunck diese Verschiedenheit der Größe der Binnenblase der beiden Drüsenarten bemerkt und in

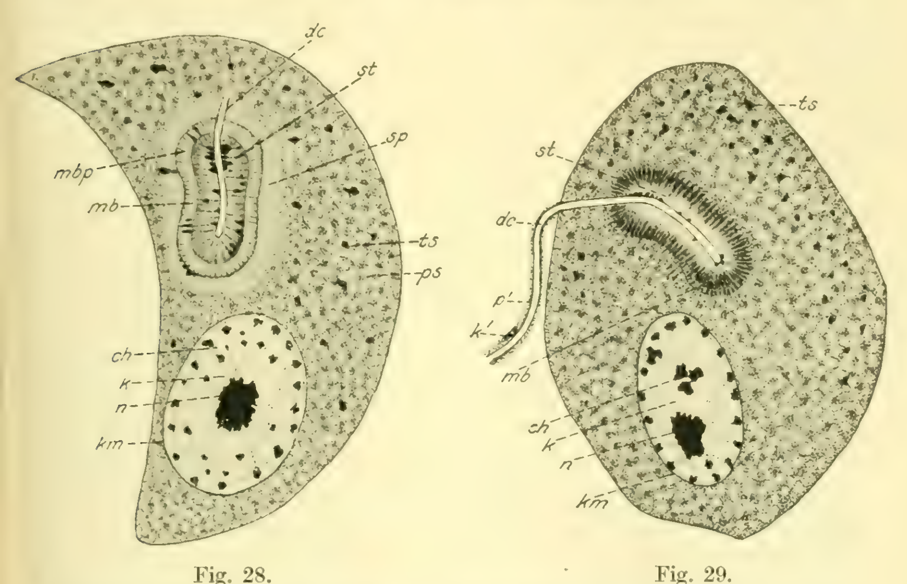


Fig. 28. Fig. 29.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. Buchstabenbezeichnung s. Fig. 26 und 27. Fig. 28, Vergr. 1450. Fig. 29, Vergr. 1450.

seiner Figur 7 (Kop. 4) angedeutet. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Größenverhältnisse des ausleitenden Apparates nicht absolut feststehende sind, sondern daß, wie ja auch die Fig. 26—29 zeigen, geringe Schwankungen der Größe in benachbarten Zellen einer Drüse und mehr noch bei verschiedenen Individuen möglich sind.

Die Binnenblase umhüllt das obere Ende des ausleitenden Röhrchens nur auf ein kurzes Stück. Der Chitinkanal (*dc*) läßt eine flaschenförmige Erweiterung seines oberen Endes, mit dem er in der Binnenblase steckt, vermissen. Die Kapsel besitzt bei diesen Drüsen eine sehr starke Wandung (*mb*, Fig. 26 u. 27). Die Membran ist auf Schnitten durch eine innere und äußere scharfe Kontur begrenzt. In Fig. 27 sind diese Konturen etwas schematisch stark betont; man kann jedoch

an günstigen Schnitten zuweilen ebenso starke Grenzlinien der Wandung finden. Die Membran besteht aus einem homogenen, modifizierten Plasma, in dem keine rechte Struktur zu erkennen ist. In Fig. 26 ist eine ganz schwache radiäre Streifung in der Grundsubstanz der Membran angedeutet. Die Wandung färbt sich im allgemeinen dunkler als das Zellplasma. Sie hat die Funktion, das Zellplasma gegen den Hohlraum der Blase abzuschließen.

In der Binnenkapsel werden andre Spannungsverhältnisse herrschen als im Plasma der Zelle; die Membran verhindert den Ausgleich dieser Spannung gegen den übrigen Zellinhalt, indem sie dabei wie eine Vacuolenwand, ein Tonoplast, wirkt. An diese Funktion ist die Wandung angepaßt, indem sie aus einer verdichteten membranartig gewordenen Plasmaschicht besteht, deren Netz- oder Wabenstruktur außerordentlich fein ist, so daß sie fast vollständig homogen erscheint. Somit dürfte die Membran zwar plasmatischer Natur sein, aber sie besteht aus einem modifizierten Plasma, das an eine bestimmte Funktion angepaßt ist; sie ist ein alloplasmatisches Organ. Auf die Funktion der Wandung werde ich weiter unten noch einmal zurückkommen.

Die Membran besitzt sehr feine Durchbohrungen (*mbp*), welche vertical zur Oberfläche der Blase stehen. Diese Öffnungen sind schwach trichterförmig, so daß ihr Durchmesser in der Außenseite der Wandung etwas größer als an der Innenseite ist. In Fig. 28 sind die Durchbohrungen (*mbp*) als feine Linien dargestellt, die an der Außenseite mit einer schwachen Verbreiterung auf der Grenzlinie aufsetzen und sich nach innen verjüngen. Diese Linien entsprechen den von Dierckx beschriebenen stark tingierten Punkten in der Wandung der Binnenkapsel der Pygidialdrüse sowie denselben Gebilden, die in den einzelligen Hautdrüsen weiter oben erwähnt wurden.

In der Umgebung der Binnenkapsel bildet das Zellplasma einen Hof von hellerem Plasma, der sich gelegentlich gegen den dichteren Zelleib scharf absetzt (Fig. 27). Diese Erscheinung beschreibt auch Wasmann an den Drüsen der Fühler von *Paussus cucullatus*: »das Protoplasma der Zelle ist sehr fein netzförmig granuliert, in der Umgebung des Bläschens oft einen hellen oder feingestreiften Hof bildend«.

Die Grenze zwischen Hof und Zelleib ist ungefähr parallel zur Oberfläche der Blase (Fig. 26 u. 28), kann aber auch eine unregelmäßig ausgebuchtete Grenzlinie gegen das Protoplasma zeigen (Fig. 27). Von dem dichten Zellplasma gehen Strahlen aus, Fig. 26 *sp* die sich nach der Binnenblase zu verjüngen und die Membran in den Poren

durchsetzen, um dann in der Blase bis an die Wandung des Chitinröhrchens zu ziehen.

Es seien hier einige Sätze der sehr klaren Gilsonschen Beschreibung der Drüsenzelle des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* zum Vergleich wiedergegeben: »Die radiären Plasmastreifen in der Umgebung der Binnenblase inserieren an der Wandung der Kapsel. Il y a plus: ces trabécules ne font pas que s'insérer sur la membrane de la vésicule, elles la traversent et se continuent avec les rayons internes. Ceux-ci ne sont donc que les trabécules radiales du cytoplasme, qui, fortifiées et régularisées, se poursuivent à travers la membrane de la vésicule jusqu'à la paroi de l'ampoule centrale.«

Der letzte Abschnitt der Fasern (*st*), der in der Binnenkapsel verläuft, ist im Vergleich zu dem der einzelligen Hautdrüsen sehr zart. Da die Poren der Membran von den feinen Plasmafäden erfüllt sind, heben sie sich auf Schnitten als dunkle Striche von der Grundsubstanz der Wandung ab (Fig. 27 *mbp*). Die Anfänge der Strahlen (*sp*), die vom dichten Zellplasma aus durch den hellen Hof zur Wandung der Binnenkapsel ziehen, lassen ihre plasmatische Natur deutlich erkennen; sie färben sich dunkler als das Plasma des hellen Hofes. Die Binnenkapsel erscheint infolgedessen wie eine Sonne von einem Strahlenmantel umhüllt (Fig. 26).

Das ausleitende Chitinröhrchen (*dc*) verläßt nach seinem Austritt aus der Binnenkapsel (*vs*) die Drüsenzelle sehr bald, ohne die Schleifen und Schlingen zu bilden, die bei Hautdrüsen so häufig zu beobachten sind. Die Wandung des Röhrchens ist nicht besonders stark, seine lichte Weite kaum größer als die einer gewöhnlichen Hautdrüse. Nach dem Verlassen der Zelle ist das Röhrchen von einem feinen Plasmasaum (*p'*), seiner Matrix, bedeckt, in dem in weitem Abstand kleine länglich-ovale Kerne liegen (Fig. 29 *k'*).

Das Aussehen der Binnenkapsel ist in den verschiedenen Secretionsstadien ein sehr wechselndes. In Zellen mit beginnender Secretbildung sind die Bauverhältnisse der Binnenblase nicht gut zu erkennen. Dieselbe liegt unmittelbar dem dichten Zellplasma eingebettet; ein heller Plasmasaum fehlt (Fig. 24 u. 25). Erst mit dem Beginn der Secretausleitung tritt in der Umgebung der Binnenkapsel die strahlige Anordnung des Plasmas auf. Schon oben war gesagt worden, daß die Secrettröpfchen nach ihrer Reife eine Gruppierung um die Binnenkapsel herum erkennen lassen. Die Secretkörnchen wandern nun entweder aktiv oder passiv auf den Plasmastrahlen nach der Wandung der Binnenkapsel. Fig. 26—28 zeigen

solche Körnchen auf dem Wege zur Kapsel. Die Secrettröpfchen passieren die Wandung in den Poren, indem sie auch hier entlang den feinen Plasmafäden vorrücken. Dieser Durchtritt durch die Membran scheint einige Schwierigkeit zu bieten und Zeit zu beanspruchen; jedenfalls sieht man sehr oft die Secretkörnchen an der Außenseite der Membran liegen (Fig. 27). Diese Secrettröpfchen werden wohl einen großen Teil jener tiefschwarz gefärbten punktförmigen Verdikkungen ausmachen, die man auf Schnitten durch einzellige Hautdrüsen in der Wandung der Binnenblase erkennt. Das Secret (*ts*) erfüllt in Fig. 26 eine große Zahl der Membranporen (*mbp*). Es scheint fast, als ob die Membran elastisch wäre, weil in den Poren an manchen Stellen des dünnen Secretfadens kleine kugelige oder kolbenförmige Verdickungen auftreten (Fig. 26). Diese Formen können aber auch durch die Konservierung hervorgerufen sein; ursprünglich ist ja das Secret flüssig und erst bei der Fixierung wird es in Körnchenform ausgefällt.

Nach dem Durchtritt durch die Membran sammelt sich das Secret auf der Innenseite der Wandung wieder zu Tropfen an und wandert entlang den Plasmastrahlen zum Chitinröhrchen. In Fig. 28 ist dieses Verhalten des Secretes dargestellt. An der chitinösen Wandung des ausleitenden Kanals (*dc*) sammelt sich das Secret zu großen ellipsoidischen Tropfen, die zunächst noch auf den Plasmafäden liegen, die aber gelegentlich die Wandung des Röhrchens dicht umhüllen und dabei zu einer granulären Masse zusammenfließen. An der Wandung des Kanals konnte ich weder eine Struktur noch eine Durchbohrung erkennen. Da aber zwischen den allerfeinsten Strukturelementen des Chitins, gleichgültig ob man ihm wabigen oder fibrillären Bau zuschreibt, immer kleine Zwischenräume vorhanden sind, so kann man sich den Durchtritt des Secrets durch die Wandung dennoch erklären, obwohl keine Durchbohrungen sichtbar sind. Das Secret wird auf dem Wege der Osmose durch das Chitin hindurch diffundieren. Vermutlich dürfte die Binnenblase von einer farblosen Flüssigkeit erfüllt sein. Jedenfalls werden in der Blase bestimmte Konzentrations- oder Spannungsverhältnisse herrschen, welche das Hindurchdiffundieren des Secrets bewirken oder begünstigen. Die Wandung der Binnenkapsel sorgt dafür, daß sich diese Spannungsverhältnisse nicht gegen die Zelle hin ausgleichen.

Die Ansicht aller Autoren, die sich mit Drüsenzellen von ähnlichem Bau beschäftigt haben, geht übereinstimmend dahin, daß die Binnenblase mit ihrem Chitinröhrchen der ausleitende Apparat der

Zelle ist, dem die Aufgabe zufällt, das Secret aus der Zelle heraus an die Körperoberfläche zu schaffen. Einige charakteristische und leicht zu beobachtende Phasen der Secretausleitung sind schon mehrfach beschrieben worden. So liegen eine ganze Reihe von Angaben vor, die über eine besonders dichte Anhäufung der Secretkörnchen oder Tröpfchen in der Umgebung der Binnenblase berichten, z. B. DIERCKX in den Pygidialdrüsen von *Dytiscus*. Aus den Zeichnungen von GILSON geht klar hervor, daß er diese Erscheinung bei *Blaps* beobachtet hat.

Ferner ist das Secret häufig im Innern der Binnenblase gesehen worden. So schreibt GILSON, daß die Flüssigkeit, welche die Binnenblase erfüllt, häufig kleine Körnchen enthalte, die immer um die Ampulle herum angehäuft sind und den Kanal verdecken können. DIERCKX beobachtete in den Zellen der »Glande-annexe« der Pygidialdrüsen von *Carabus* um das Chitinröhrchen herum eine Anhäufung von Tropfen einer fettähnlichen Substanz, die in der Flüssigkeit, welche die Binnenblase erfüllt, unlöslich sind. Die feinen Plasmafäden, die nach WASMANN in der Blase der Myrmecophilendrüse I des *Claviger testaceus* von der Wandung zum ausleitenden Chitinröhrchen verlaufen, hält KRÜGER für Secretstränge; er deutet wenigstens die Möglichkeit an, daß jene Struktur (Plasmafäden) von dem im Bläschen geronnenen Secret vorgetäuscht sein könne.

Über den Durchtritt des Secrets durch die Wandung der Kapsel schreibt HOFFBAUER bei *Lina populi*: »die Entleerung des flüssigen Secrets wird durch Transfusion erfolgen«, da »die Wandung des Bläschens keine Durchbohrung besitzt«. Bei *Dytiscus* sind aber deutlich Öffnungen in der Membran zu erkennen: das Secret kann also sehr wohl die Wandung in Tropfenform passieren, wohl aber müssen bei einer Erklärung des Durchtritts des Secrets durch die Wandung des Chitinröhrchens molekulare Vorgänge zu Hilfe genommen werden.

In diesem Sinne äußert sich auch GULDE (1902) in seinen Untersuchungen der Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera-Heteroptera: »Die Aufnahme des secretorischen Inhalts der Drüsenzelle in die dem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entsprechenden Bläschen scheint auf osmotischem, in der Porosität der Zellmembran des Bläschens« (chitinösen Wandung des ausleitenden Röhrchens) »beruhendem Wege zu geschehen.«

BERLESE stellt den Satz auf: »che tutte le secrezioni speciali degli insetti devono sortire all'esterno per via osmotica e traversando sempre una pellicola chitinea.«

Aus diesen Ausführungen erhellt, daß die oben gegebene Beschrei-

bung der Secretausleitung sich in Übereinstimmung mit den Ansichten der Autoren befindet. Zweifellos würde man die oben beschriebenen feineren Einzelheiten des Vorganges auch an den Hautdrüsen andrer Coleopteren verfolgen können. Unser Objekt ist aber für diese Untersuchungen besonders geeignet, weil sich die Drüse infolge der künstlichen Reizung in gesteigerter Tätigkeit befindet.

So kann man zuweilen an einem besonders glücklichen Schnitt (Fig. 28) alle Stadien der Wanderung des Secrets aus der Zelle bis in das Chitinrohr verfolgen. Man findet das Secret auf den Strahlen des Plasmas in der Umgebung der Binnenkapsel. Das Secret liegt der Membran von außen auf; es durchsetzt die Wandung, liegt in ansehnlichen Tropfen an der Innenseite der Membran auf den feinen Strahlen und umhüllt den Chitinkanal in Form großer ellipsoider Tropfen. Im Lumen des Chitinröhrchens habe ich im Gegensatz zu Leydig, der »fettropfenähnliche Kügelchen in den Kanälen einzelliger Hautdrüsen« beschrieb, nie Secrettropfen gesehen. Vielleicht erfährt das Secret beim Verlassen der Zelle eine Umwandlung, infolge der es nicht mehr von dem Fixierungsmittel ausgefällt wird.

Diese Beschreibung des feineren Baues der Drüsenzellen ist nach einer Reihe von Schnittserien durch Schreckdrüsen gegeben, die mit Flemmingscher Lösung konserviert und mit Heidenhainschem Hämatoxylin oder mit Safranin gefärbt worden waren. Man kann an den Fig. 24—28 feststellen, daß in der Stärke der Membran der Binnenkapsel sowie im Hervortreten der Grenzkonturen der Wandung bei den Zellen Verschiedenheiten bestehen, die nicht von dem Secretionsstadium abzuhängen scheinen; diese Unterschiede wird man wohl mit Dierckx auf feine Verschiedenheiten des Baues der Membran zurückführen müssen.

Dierckx hat bei den Pygidialdrüsen gefunden, daß die verschiedenen Konservierungsmittel das Aussehen der Membran stark beeinflussen können. Flemmingsche Lösung hatte »une faculté de dissociation et de coagulation remarquable«. Sie betont die Membran der Binnenkapsel als Ganzes, verdeckt aber ihre feine punktförmige Struktur. Ein derartiger Einfluß der Flemmingschen Lösung war an den Prothoraxdrüsen nicht vorhanden, denn die Bauverhältnisse der Membran der Binnenkapsel waren an den so konservierten Drüsen sehr klar. Konservierung mit Sublimatalkohol (Gilson) zeigt nach Dierckx an jeder Drüse eine scharfe Grenze der Binnenblase. Wird die Sublimatlösung mit einem gleichen Volumen 3%iger Salpetersäure versetzt, so verschwindet die Membran vollständig, hingegen

wird die Strahlung in Binnenkapsel und Plasma sehr deutlich. Weiter oben hatte sich schon ergeben, daß ein scharfes Hervortreten der Strahlung auch durch ein bestimmtes Secretionsstadium der Zelle bedingt sein kann.

Auch Dierckx kommt auf Grund eines Vergleiches der verschiedenen Konservierungen und der Beobachtungen an frischem Material zu dem Schluß, daß in jeder Drüse eine wirklich geschlossene Blase vorhanden ist. Die Wandung entsteht »par la simple régularisation et la soudure en réseau des trabécules suivant une surface sphérique«. Die verschiedene Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten stellt sich der Autor folgendermaßen vor. «Sur les objects soumis à l'enrobage, les réactifs successivement employés ont, selon nous, débarrassé les mailles de l'enchylème solidifié qui les fermait. Seul le réseau de plastine s'est maintenu, et comme les points nodaux d'une membrane très mince sont forcement peu épaissis, comme d'une cellule à l'autre la plaque sphérique limitante ne s'est pas nécessairement accusée au même degré, il peut arriver qu'une coupe équatoriale ne montre plus que les trabécules rayonnantes avec une simple région d'épaississement dans le voisinage de la surface vésiculaire.«

So kommt dann ein Bild zustande, welches mit Fig. 29 große Ähnlichkeit hat. Der Schnitt, nach dem diese Figur gezeichnet wurde, ist mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviert. Er stellt den extremsten Fall der Auslöschung der Membran der Binnenkapsel dar, den ich in meinen Serien fand; trotzdem ist die Wandung nicht vollständig verschwunden, sondern an der dem Kern zugewandten Seite der Binnenblase ist die Membran mit ihren Durchbohrungen noch sehr gut zu erkennen. Die Wandung ist also vorhanden, nur tritt sie nicht so deutlich hervor. Dazu kommt noch, daß in dieser Zelle sehr viel Secret gerade im Begriff ist, die Wandung der Binnenkapsel zu passieren, um zum Chitinkanal zu wandern. Das Bild stellt ein ähnliches Secretionsstadium dar, wie Fig. 26. Es wirken hier also Secretionsstadium und Konservierung in demselben Sinne, so daß ein Bild entsteht, welches sehr an die Fig. 48 von Dierckx erinnert, wo von einer Wandung der Binnenblase nichts zu erkennen ist; die radiär von dem Chitinröhrchen ausstrahlenden Plasmafäden zeigen ganz wie auf dem Bilde von Dierckx »eine verdickte Partie in der Nachbarschaft der Oberfläche der Blase«.

Im allgemeinen stimmten die Bilder überein, die ich bei Konservierung mit Flemmingscher Lösung und Sublimat-Alkohol-Eisessig erhielt. Da *Dytiscus* zwei Schreckdrüsen hat, so konservierte ich die beiden Drüsen eines Käfers immer verschieden. Durch Vergleich der

verschieden konservierten Objekte mit dem frischen Material komme auch ich zu dem Schluß, daß die Wandung der Binnenkapsel tatsächlich vorhanden ist und nicht etwa ein Kunstprodukt der FLEMMINGschen Konservierung ist.

Interessant ist noch die Beobachtung DIERCKX's daß sehr verdünntes Kaliumcarbonat eine ähnliche auflösende Wirkung wie die Salpetersäure hat. »Nach Behandlung mit Kaliumkarbonat scheint nicht nur die Membran der Binnenkapsel, sondern auch die Wandung des ausleitenden Kanals der Pygidialdrüsen aus Punkten zu bestehen ou plutôt de petites masses irrégulières séparées par des intervalles plus sombres simulant des pores.« Hier liegt der Verdacht nahe, daß es sich um künstlich erzeugte Strukturen handelt; tatsächlich gibt auch DIERCKX an, daß ohne Benutzung dieses Reagens keine Struktur an dem Röhrchen zu erkennen sei.

Die Modifikationen des Baues der Secretherde der Schreckdrüsen gegenüber den einzelligen Hautdrüsen stellen zweifellos eine Anpassung an die gesteigerte Tätigkeit der Komplexdrüsen dar. Durch die Beschränkung der Binnenkapsel wird mehr Raum für das secernierende Plasma erlangt. Die Herausschaffung des reichlicher gebildeten Secrets aus der Zelle durch die Wandung des Chitinkanals hindurch erfordert gesteigertere Druck- oder Spannungsverhältnisse in der Binnenkapsel, als sie bei den gewöhnlichen Drüsen nötig sind. Dieser Umstand bedingt einen derbwandigen Abschluß des Raumes der Blase gegen den Plasmaleib der Zelle. Um aber dem Austritt des Secretes aus der Zelle in die Binnenkapsel kein zu großes Hindernis zu bieten, muß die Wandung der Binnenblase ansehnliche Durchbohrungen besitzen.

Der Bau der Binnenkapsel wird im Prinzip bei allen Hautdrüsen übereinstimmen. Die Wandung ist eine Membran von modifiziertem Plasma, ein alloplasmatisches Organ, deren Stärke nicht nur in den verschiedenen Drüsenformen, sondern auch in den Zellen ein und derselben Drüse wechselt. Sie besitzt Durchbohrungen, die die entsprechend der wechselnden Dicke der Membran bei den verschiedenen Drüsen mehr oder weniger hervortreten. Von dem dichten Zellplasma aus treten feine Fäden durch die Durchbohrungen in den Hohlraum der Binnenkapsel, um an die Wandung des ausleitenden Chitinröhrchens zu ziehen. Auf ihnen gelangt das Secret aus der Zelle in die Binnenkapsel, von wo es durch Osmose in den ausleitenden Chitinkanal tritt. Die Binnenkapsel ist also ein Hilfsapparat der Drüsenzelle und steht im Dienste der Secretausleitung.

Auch die Secretion wird bei allen Hautdrüsen übereinstimmend etwa folgenden Verlauf zeigen. Eine Neubildung granulierten Chromatins vom Nucleolus aus scheint die Secretion einzuleiten. Alsdann erfolgt in dem dichten stark granulierten Plasma, anscheinend in der Umgebung des Kernes, die Bildung kleiner Secrettröpfchen; diese wachsen heran und wandern zur Binnenkapsel, treten in dieselbe ein und gelangen schließlich in den ausleitenden Chitinkanal. Während dieser Vorgänge findet eine Verminderung der granulären Kernsubstanz statt; gleichzeitig nimmt das Plasma eine weitmaschig netzförmige Struktur an. Die Drüsenzelle ist also am Ende einer Secretionsperiode erschöpft. Bevor die Neubildung von Secret erfolgt, setzt am Kern wieder die Vermehrung des granulären Chromatins ein, während das Plasma wieder seine dichte granuläre Struktur annimmt. Die Zelle macht also zwischen zwei Secretionsperioden eine Ruhepause durch, in der eine Regeneration von Kern und Plasma stattfindet.

Ungefähr gleichen Verlauf der Secretion zeigen nach Elmassian die Zellen der Speicheldrüsen einiger *Ixodes*. Zu Beginn einer Secretionsperiode erfolgt auch bei diesem Objekt eine Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus und, was hier weniger interessiert, Abgabe von geformter Kernsubstanz an das Plasma. Die Herausbildung des Secrets, die im einzelnen sehr kompliziert sein kann, erfolgt im Zellplasma. Das Secret reift heran und wird schließlich ausgestoßen. Am Ende der Funktionsperiode ist der Kern chromatinarm, die Zelle ist erschöpft. Eine neue Secretion wird wieder durch Vermehrung der Kernsubstanz eingeleitet. Diese Drüsen vermögen also mehrere Secretionsperioden hintereinander durchzumachen.

Die Fähigkeit der Arthropodendrüsenzellen, mehrmals Secret zu bilden, stellte Nusbaum auch an den Hautdrüsen von *Argulus foliaceus* fest. Er reizte die Hautdrüsen dieses Krebses durch schwache elektrische Ströme zur Abgabe ihres Secretes. Nach einigen Tagen ist die Zelle wieder von Secret erfüllt und gibt dieses auf erneuten Reiz wieder ab. Nusbaum konnte drei Funktionsperioden nacheinander beobachten. Leider gingen die Versuchstiere nach einiger Zeit zugrunde, so daß eine noch öftere Wiederholung des Experimentes unmöglich war.

Die Drüsenzelle von *Dytiscus* ist wie oben ausgeführt wurde, am Ende einer Secretionsperiode erschöpft. Diese Erschlaffung ist jedoch nur leichter Art und wird durch eine nachfolgende Regeneration von Kern und Plasma wieder behoben. Die Zelle wird also bei einer Secretion nicht vollständig aufgebraucht, wie das z. B. bei den Hautdrüsen der

Tritonen der Fall ist, sondern sie erfährt nur eine vorübergehende Schwächung. Sie bleibt höchst wahrscheinlich während des ganzen Lebens des Käfers erhalten und macht zahlreiche Secretionsperioden nacheinander durch. Gegen eine Neubildung von Drüsen, wie sie bei Vertebraten beobachtet ist, spricht hauptsächlich der Umstand, daß für jeden neuen Secretherd auch ein neuer ausleitender Chitinkanal, der die Cuticula durchsetzt, gebildet werden müßte. Dieser Kanal kann aber die harte Körperdecke nicht nachträglich durchbrechen, sondern er muß gleichzeitig mit der ersten Lamelle des in Bildung begriffenen Chitinpanzers, also kurz vor einer Häutung, angelegt werden.

Über die Lebensdauer der Drüsenzellen unsers Käfers liegt eine Angabe von Törne vor. »Die Drüsen könnten, was doch wohl im Bereich der Möglichkeit liegt, eine kürzere Lebensdauer haben als das Tier selbst, sie mögen, nachdem sie einige Zeit funktioniert haben, degenerieren und bis zur Unkenntlichkeit zusammenschrumpfen; die einmal vorhandenen Porenkanäle können aber nicht verschwinden; ihre Zahl bleibt dieselbe, unabhängig davon, ob die betreffenden Drüsenzellen erhalten bleiben oder nicht.«

Törne hat an kleinen Stückchen der Rückendecke des Prothorax die Drüsen gezählt; darauf die Zellen abgepinselt und dann die Zahl der Porenkanäle an dieser Stelle bestimmt. »Die Zahl der letzteren war immer ungefähr doppelt so groß wie die der Drüsen.« Nun betont zwar Törne selbst, daß eine Zählung der Drüsenzellen sehr schwierig sei, da die Drüsenzellen klein, das Objekt sehr dick und undurchsichtig ist. Ein Blick auf Fig. 12 zeigt aber, daß die Drüsenzellen in mehreren Lagen übereinander geschichtet sind, von denen Törne wahrscheinlich nur die obersten gesehen und gezählt hat. Die Zellen der tieferen Lagen konnte er wohl kaum erkennen; möglicherweise hat er also nur die Hälfte der vorhandenen Drüsenzellen gezählt.

Nach Törne müßte also ein alter Käfer weniger Drüsenzellen besitzen, als ein junger. Das ist mir aber sehr unwahrscheinlich. Sicher ist, daß ein alter Käfer ebensowenig benetzbar ist, wie ein junger, also auch einen ebenso guten Firnisüberzug, wie dieser besitzt; sollte da nicht der Schluß gestattet sein, daß dann der alte Käfer auch ebensoviel Hautdrüsen, die doch jenen Überzug abscheiden, als das junge Individuum besitzt?

b. Die pseudoacinösen Drüsen.

Die zweite Gruppe der Komplexdrüsen sind die pseudoacinösen Drüsen. In der Ausgestaltung des sekundären Ausleitungskanals

herrschen bei ihnen primitivere Verhältnisse, als bei den Prothoraxdrüsen; demgegenüber hat aber ihr secretorischer Abschnitt einen sehr hohen Grad der Vervollkommnung erreicht. Die einzelnen Elemente der Drüsenpakete liegen nicht mehr wirr durcheinander zu einem Haufen zusammengeballt, sondern sie erfahren eine bestimmte Anordnung.

WASMANN hat bei *Claviger* an den Drüsenbüscheln des Abdomens eine gruppenweise Anordnung der Zellen zu rosettenförmigen »Lobes sécretéures, Pseudoacini« gefunden. Die einzelnen Drüsenzellen kehren ihre Bläschen nach dem in der Mitte gelegenen Ausleitungskanal.« »Dieser Kanal zieht schräg nach oben und auswärts (dorso-lateralwärts) gegen den gewulsteten Seitenrand der Hinterleibsbasis hin, wo sie einzeln, in der Form von Cribellen münden.« Diese Secretherde von *Claviger* sind einfache Drüsenpakete, keine Komplexdrüsen. Ich habe sie nur deshalb erwähnt, weil die einzelnen Elemente schon eine symmetrische Lagebeziehung zueinander aufweisen.

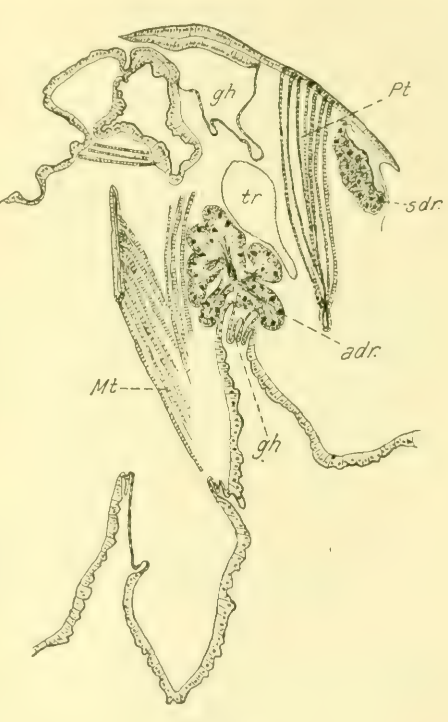


Fig. 30.

Lateraler Sagittalschnitt durch den Thorax des Käfers. *adr*, Pseudoacinöse Drüse; *gh*, Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax; *Mt*, Mesothorax; *Pt*, Prothorax; *sdr*, Schreckdrüse. Vergr. 20.

Diese Verhältnisse sind nun bei den pseudoacinösen Drüsen von *Dytiscus* noch einen Schritt weiter entwickelt. Die Drüsenpakete bestehen aus einer so großen Zahl von Zellen, daß ihre Anordnung zu einer Rosette nicht mehr möglich ist. Indem nun aber an den langen ovalen Drüsenpaketen das gleiche Gestaltungsprinzip, nämlich die Verlagerung der ausleitenden Kanäle in das Centrum des Paketes, einwirkt, kommt ein Drüsensack zustande, dessen Wandung die secretorischen Elemente bilden und in dessen Innenraum die ausleitenden Kanälchen verlaufen. Auf Grund dieser Weiterentwicklung

des secretorischen Teiles der Drüse zu Pseudoacini stelle ich diese Komplexdrüse in der Reihe der Drüsen höher als die Schreckdrüsen, obwohl der sekundäre Ausleitungskanal viel primitivere Verhältnisse als bei den letzteren aufweist. Als typischer Vertreter dieser Drüsengattung sei eine der im Mesothorax gelegenen Komplexdrüsen eingehend betrachtet.

1. Die pseudoacinösen Drüsen des Mesothorax.

Die zwei Komplexdrüsen des Mesothorax sitzen zu beiden Seiten des Käfers der Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax dicht auf. Ihre Mündungen liegen in der Gelenkhaut unter dem ersten thoracalen Stigma, der Medianlinie des Körpers etwas mehr genähert als diese. Fig. 30 ist ein Sagittalschnitt durch den Thorax, der hinter dem Stigma, also näher an der Medianebene, geführt ist. Die Drüse (*adr*) liegt unter der Trachee (*tr*), die zum Stigma führt. Stigma und Drüsenmündung liegen in verschiedenem Abstand senkrecht über der Zeichenebene in der Gelenkhaut (*gh*), die zwischen den Pleuren von Pro- und Mesothorax ausgespannt ist.

Der sekundäre Ausleitungskanal (*sc*) dieser Drüsen (Fig. 31) ist eine baumartig verästelte röhrenförmige Einsenkung der Körperdecke von 125 μ Länge. Er besteht aus einer chitinösen Intima (*i*), welche ohne Grenzen in die Cuticula (*c*) übergeht. Auch die Matrix dieses Kanals mit ihrer Basalmembran (*scp'*) geht direkt in die Hypodermis (*H*) über. Das Lumen des Kanals ist durch Zapfen und Höcker der chitinösen Intima (*i*) verengt. Die Verzweigungen (*sz*) verjüngen sich nach ihrem oberen blindgeschlossenen Ende hin. Gelegentlich kann ein Zweig auch eine ampullenartige Erweiterung (*ap*) erfahren; von einer solchen Stelle gehen dann meist mehrere Äste ab (Fig. 31 *ap*). Die Matrix des Kanals (*scp'*) ist niedriger als die Hypodermis; gegen die Enden der Zweige flacht sie sich mehr und mehr ab. Ihre kleinen chromatinreichen Kerne sind unregelmäßig in dem Plasma zerstreut. Die Zellgrenzen zwischen den Matrixzellen sind nicht gut zu erkennen. Gegen die Leibeshöhle werden die Zellen durch eine Basalmembran (*b*) abgegrenzt, die unmittelbar in die der Hypodermis übergeht.

Jeder Zweig dieses sekundären Ausführungskanals nimmt die feinen Chitinröhrchen (*dc*) eines Drüsenpaketes (*Drs*) auf.

Der secretorische Abschnitt der Drüsen besteht aus etwa 15—20 Drüsenpaketen (*Drs*), die in Rosettenform um den Hauptstamm des ausleitenden Kanals herum angeordnet sind. Ein Sagittalschnitt trifft etwa fünf Drüsenpakete, deren Länge im Durchschnitt 0,38 mm

beträgt. Der größte Durchmesser der gesamten Drüsenrosette mißt annähernd 0.62 mm (Fig. 31). Die einzelnen Drüsenpakete, die Pseudoacini (*Drs*), zeigen folgenden charakteristischen Bau. Die 20 bis 40 Zellen des ellipsoidischen bis birnförmigen Paketes sind dicht aneinander gefügt, lassen im Centrum aber einen Hohlraum frei. Sie bilden also die Wandung eines Sackes. Die einzelnen Zellen sind gegeneinander durch Zellgrenzen (*zg*) scharf abgesetzt. Bindegewebszellen fehlen zwischen den Drüsen. Das Paket wird von einer Mem-

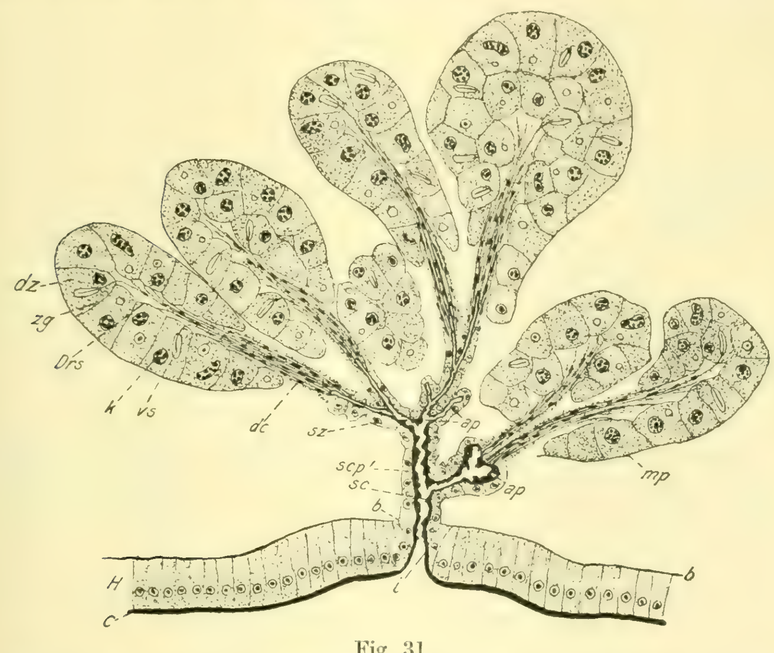


Fig. 31.

Sagittalschnitt durch eine pseudoacinöse Drüse des Mesothorax. *ap*, Ampulle; *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *H*, Hypodermis; *Drs*, Drüsensack; *dc*, Chitinröhrchen; *dz*, Drüsenzelle; *i*, Intima; *k*, Kern; *sc*, sekundärer Drüsenkanal; *scp'*, Matrix; *sz*, Zweige des sekundären Drüsenkanals; *vs*, Binnenblase; *zg*, Zellgrenze. Vergr. 160.

brana propria (*mp*) umhüllt. Die Zellen zeigen den typischen Bau der secretorischen Elemente einer Komplexdrüse. Im Hohlraum des Sackes verlaufen die chitinisierten Secretröhrchen (*dc*) der einzelnen Zellen. Dieselben vereinigen sich zu einem Bündel, wobei die Plasmabelege der Röhrchen miteinander verschmelzen; die kleinen ovalen Kerne der Matrix der Röhrchen sind zwischen den Kanälchen verstreut. An der Austrittstelle aus dem Drüsensack hat das Bündel seinen stärksten Umfang. Die Wandung des Sackes nähert sich dem Bündel, und die Randzellen des Pseudoacinus legen sich dem Strang

dicht an. Die Chitinröhrchen durchsetzen die Wandung des oberen Endes eines Zweiges des sekundären Ausleitungskanals. Die Matrix desselben scheint in den Plasmabelag des Röhrenbündels überzugehen. Bezüglich der Funktion der Drüsen s. S. 499.

Diese so charakteristische Anordnung der Drüsenzellen zu Säcken, in deren Innerem die ausleitenden Kanälchen verlaufen, beschreibt GILSON in dem Stinkapparat von *Blaps mortisaga*. Die Pseudoacini oder »Lobes sécréteurs« sitzen in größerer Anzahl einer weichhäutigen Sammelblase auf. Der sekundäre Ausleitungsgang zeigt Verhältnisse, die von den oben beschriebenen stark abweichen und auf die deshalb hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Die äußere Form der pseudoacinösen Drüsen finden wir in den segmental angeordneten Drüsen der Larven von *Ocypus olens* wieder. Dieselben bestehen aus zahlreichen Säckchen oder Schläuchen, die von der Spitze eines gemeinsamen Ausleitungsganges fingerförmig ausstrahlen. Sie gleichen also den pseudoacinösen Drüsen außerordentlich. Im feineren Bau besteht aber ein großer Unterschied zwischen diesen beiden äußerlich so ähnlichen Organen, indem die Drüsen von *Ocypus* »ghiandole pluricellulari semplici« sind. Die Zellen haben im Innern der Drüsensäcke immer nur ein gemeinsames chitinöses Rohr ausgeschieden, welches das Secret aller Herde aufnimmt.

Dieses Beispiel zeigt, daß die »ghiandole pluricellulari« composte sowohl wie die semplici zur Entwicklung hochorganisierter Drüsenbildungen befähigt sind und daß sogar ein und dieselbe bestimmte äußere Form in beiden Gruppen auftreten kann.

2. Die pseudoacinösen Drüsen des Abdomens.

Drüsen von ganz ähnlichem Bau wie die im Mesothorax gelegenen finden wir zu sieben Paaren in den Abdominalsegmenten 1—7. Dicht hinter den Stigmen der sieben ersten Abdominalsegmente liegt je eine Drüse. Die Lagebeziehung von Drüse und Stigma ist auf einem Sagittalschnitt durch die Drüse des ersten Abdominalsegmentes zu erkennen (Fig. 32). Das Stigma (*sa*) ist länglich elliptisch. Die der Seitenkante des Körpers zugewandte Hälfte des Stigmas wird von zwei Hautfalten (*hf*) überdacht, die vor und hinter dem Stigma entspringen. Dieselben weichen über dem Stigma mit gebogenen Rändern auseinander und lassen die der Mediane des Körpers zugekehrte Hälfte des Stigmas frei. Über dem nach auswärts gewandten Teile des Stigmas befindet sich infolgedessen eine abgeschlossene Höhle, die sich nur durch einen schmalen Spalt (*s*) nach außen öffnet. Dicht hinter dem

Stigma liegt die Komplexdrüse (*Dr*). Die einzelnen Pseudoacini sind in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse in einer Ebene ausgebreitet, die der Rückendecke des Segmentes parallel ist. Der Sagittalschnitt hat daher nur einen Drüsensack getroffen. Auf Querschnitten kann man sich leicht überzeugen, daß die Drüse fast genau so gebaut ist, wie die im Mesothorax gelegene; nur daß vielleicht die Drüsensäcke kürzer und gedrungener sind als bei den letzteren. Der größte Durchmesser dieser Drüse beträgt auch wieder annähernd 0,62 mm und die Länge eines Pseudoacinus 0,34 mm. Der sekundäre Ausleitungskanal (*sc*) besitzt keine Verzweigungen. Sein blindgeschlossenes Ende

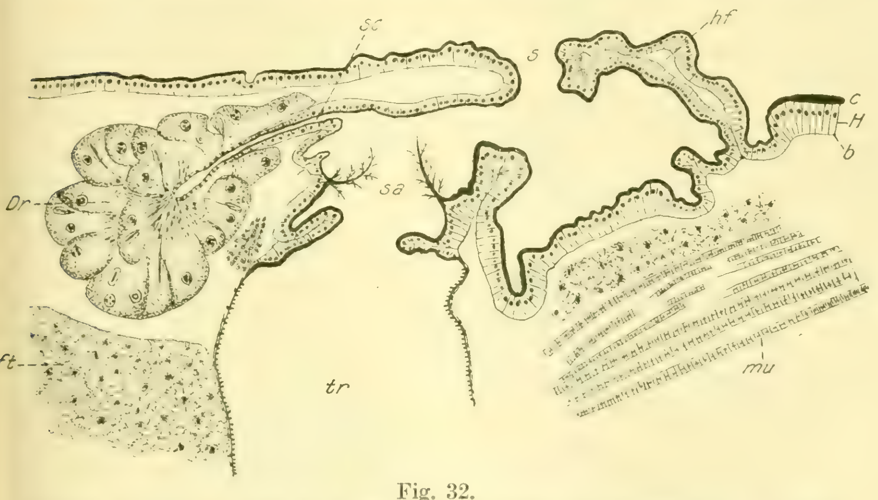


Fig. 32.

Lateraler Sagittalschnitt durch die dorsale Partie des ersten Abdominalsegmentes. *c*, Cuticula; *Dr*, Komplexdrüse; *ft*, Fettkörper; *H*, Hypodermis; *hf*, Hautfalte; *mu*, Muskel; *s*, Spalte; *sa*, Stigma; *sc*, sekundärer Kanal; *tr*, Trachee. Vergr. 50.

wird von den Röhrenbündeln der Drüsensäcke in einer Anzahl Cribellen durchsetzt. Der Kanal mündet dicht über dem Stigma (*sa*) unter der Hautfalte (*hf*), welche das Stigma überdeckt. Das Secret muß bei dieser Lage der Mündung unmittelbar auf den Reußenapparat des Stigmas gelangen. Funktion der Drüsen s. S. 499.

In den übrigen Abdominalsegmenten sind die Lagebeziehungen zwischen Stigma und Drüse etwas andere als im ersten Segment, insofern als die Drüse auch wieder hinter dem Stigma, ihre Mündung jedoch neben dem Stigma liegt. Die Tergiten des Abdomens werden durch eine weiche Gelenkhaut mit den Sterniten verbunden. Diese Gelenkhaut kleidet eine tiefe Falte aus, die zwischen der Rückendecke und den wulstig vorgewölbten Pleuren verläuft. Da die Stigmen ganz

an die Außenkante der Tergiten gerückt sind, sogar in der weichen Verbindungshaut liegen, so geraten sie mit ihren nach außen gewandten Enden in diese Falte. Der Rand des Stigmas berührt die tiefste Stelle

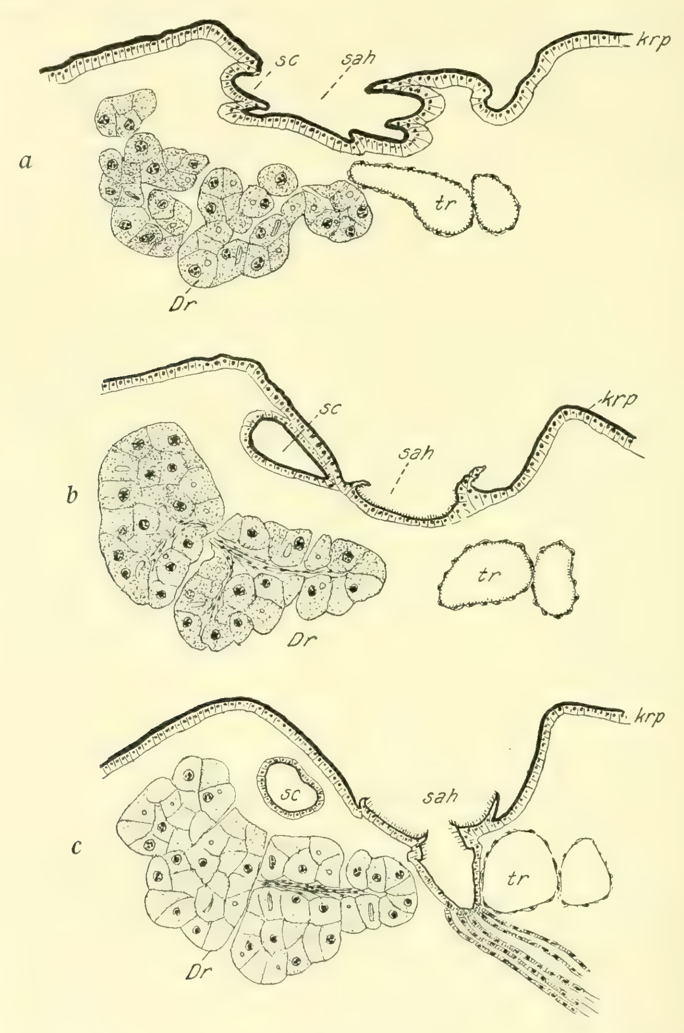


Fig. 33 *a—c*.

Laterale Sagittalschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment des Käfers (von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene fortschreitend). *cr*, Cribellum; *dc*, Chitinröhrchen; *Dr*, Komplexdrüse; *Drs*, Drüsensack; *krp*, Körperdecke; *sa*, Stigma; *sah*, Stigmenhof; *tr*, Tracheen. Vergr. 60.

der Falte (Fig. 34 *a*). An eben dieser Stelle, am Grunde der Falte (*rf*), direkt unter dem Stigma (*sa*), mündet der sekundäre Drüsengang; die Drüse liegt hinter dem Stigma. Ihre Lage ist aus einem Querschnitt

(Fig. 34 *b*) zu ersehen, der etwa 150 μ weiter caudalwärts geführt wurde als der in Fig. 34 *a* skizzierte.

Diese Verhältnisse sollen durch die Serie von Sagittalschnitten Fig. 33 *a—e* erläutert werden. Die Figuren sind so angeordnet, daß man von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene vorschreitet. Die Stigmen (*sa*) sind, wie in Fig. 33 *e* zu erkennen ist, ein wenig in das Körperinnere eingesenkt. Der erste Schnitt (Fig. 33 *a*) ist durch die

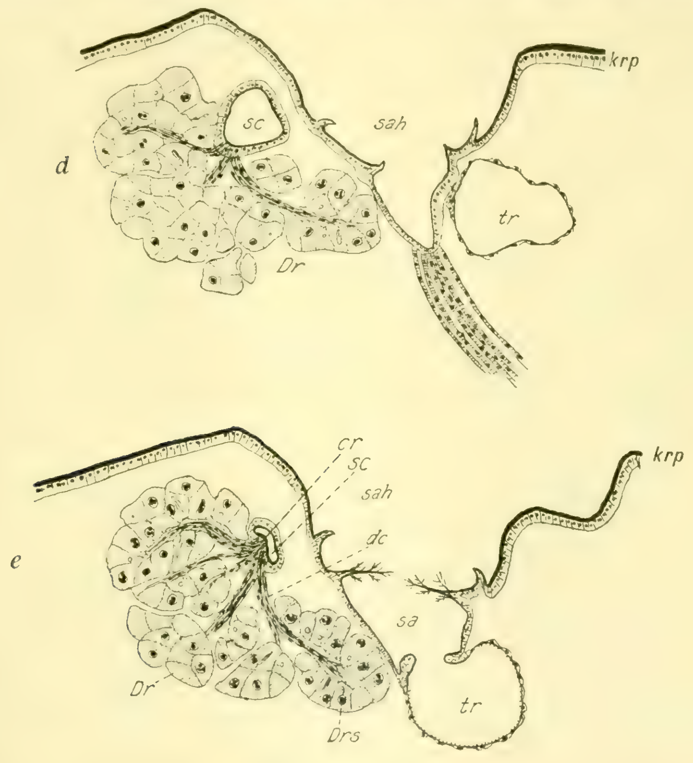


Fig. 33 *d* und *e*.

Laterale Sagittalschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment des Käfers (von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene fortschreitend). Buchstabenbezeichnung s. Fig. 33 *a—c*. Vergr. 60.

Falte (*rf*) zwischen Rückendecke und Pleuren geführt und zeigt jene schwache Einsenkung (*sah*), in der das (hier noch nicht getroffene) Stigma liegt. Der sekundäre Drüsenkanal mündet in diese grubenförmige Einsenkung, also dicht unter dem Stigma (*sc*). Der Gang zieht von der Drüse schräg nach vorn und lateralwärts zur Körperoberfläche als ein gerade gestrecktes cylindrisches Rohr (Fig. 33 *b*, *c*, *d*). Das blindgeschlossene Ende des Ganges weist keine Verzweigungen

auf. Die Bündel der ausleitenden Chitinröhrchen durchsetzen die Wandung des kugelförmigen Endes des Ganges in mehreren Cribellen. Die Pseudoacini sind dichter zusammengedrängt, als bei der im Mesothorax gelegenen Drüse; infolgedessen zeigen die Drüsen des Abdomens kein so elegantes Bild wie jene. Die Drüse besitzt ihre größte Ausdehnung auf dem Schnitt (Fig. 33 *e*), der gleichzeitig die äußere Partie des Stigmas trifft. Sie liegt also hinter dem äußeren Rande des Stigmas. (Über die Funktion der Drüsen s. S. 499).

Dieser vereinfachten Drüsenform lassen sich die Stirndrüsen von



Fig. 34 *a* und *b*.

Querschnitte durch das dritte Abdominalsegment des Käfers. *Dr*, Komplexdrüse; *krp*, Körperdecke; *pl*, Pleuren; *rf*, Randfalte; *sa*, Stigma; *tg*, Tergit; *tr*, Trachee. Vergr. 13.

Paussus cucullatus vergleichen. Diese Organe besitzen auch einen unverzweigten sekundären Ausleitungsgang; die secretorischen Elemente sind zu Pseudoacini vereinigt, die jedoch bloße Drüsenhaufen vorstellen und die Anordnung zu Drüsensäcken vermissen lassen.

Die Größe der Drüse bleibt sich in den verschiedenen Abdominalsegmenten annähernd gleich. Der größte Durchmesser schwankt zwischen 0,5 und 0,69 mm, die Länge eines Pseudoacinus zwischen 0,3 und 0,4 mm. Rücksichtlich des sekundären Ausführungsganges herrschen bei diesen Drüsen primitivere Verhältnisse als bei den im Mesothorax gelegenen, weil eine Verzweigung des Kanals fehlt.

c. Die Pygidialdrüsen.

Ihre höchste Stufe der Entwicklung erreichen die Komplexdrüsen unsres Käfers in den Pygidialdrüsen, und zwar haben beide Teile der

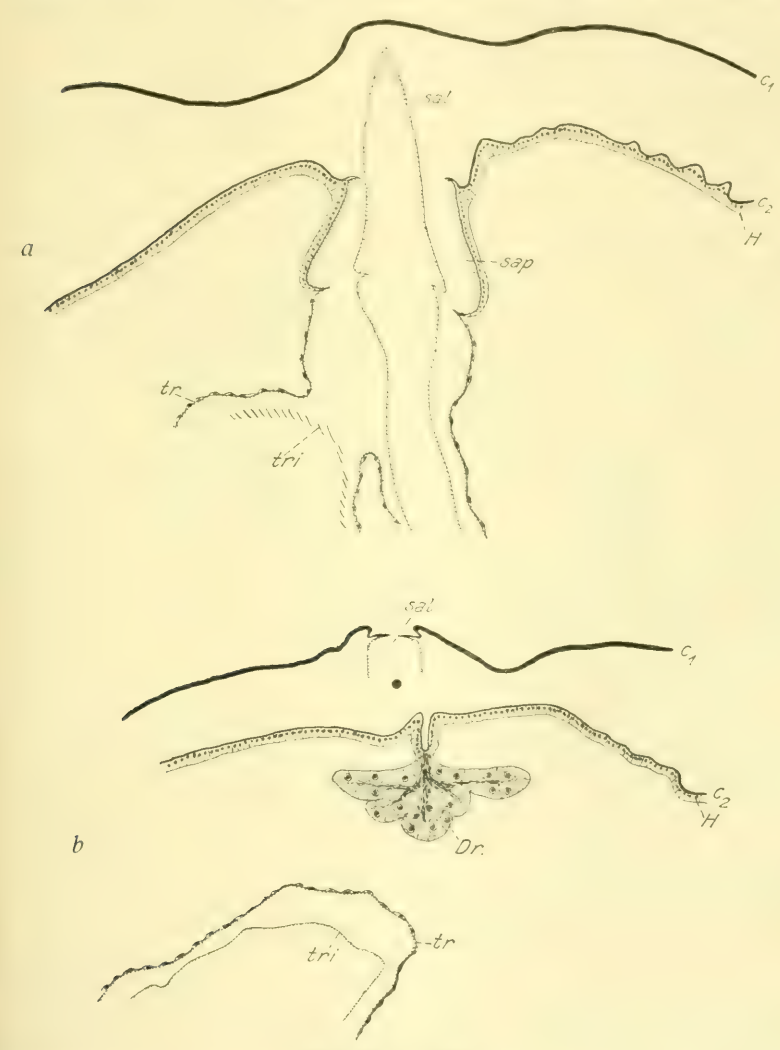


Fig. 35 *a* und *b*.

Querschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment einer Larve (drittes Stadium kurz vor der Häutung). c_1, Larvencuticula; c_2, Puppencuticula; *Dr*, Komplexdrüse; *H*, Hypodermis; *sal*, Stigmenhals; *sap*, Puppenstigma; *tr*, Tracheen; *tri*, alte Tracheenintima. Vergr. 40.

Drüse, der secretorische Abschnitt sowohl wie der sekundäre Ausleitungsgang, eine Vervollkommnung erfahren. Die secretorischen Zellen über-

treffen einmal in der Zahl sowohl die der pseudoacinösen wie der Schreckdrüsen bei weitem; dann aber sind sie höher differenziert als diese, indem sie neue Drüsenzellformen ausgebildet haben. Der ausleitende Apparat ist reicher gegliedert als bei den übrigen Komplexdrüsen; er besteht aus einem Centralkanal des Drüsenschlauches, einer Sammelblase und einem Ausführungsgang.

Von den in der Literatur vorhandenen Angaben über die Pygidialdrüsen unsres Käfers reicht die Arbeit von Dufour (1826) am weitesten zurück; sie bringt im wesentlichen nur eine Beschreibung der gröberen Morphologie des Organs. Meckel (1846) erweiterte diese Darstellung in mancher Beziehung. Sehr gründliche Untersuchungen stellte Leydig (1859) über diesen Gegenstand an. Er erkannte die Morphologie und den feineren Bau der Drüse in den Hauptzügen richtig, wenngleich auch im einzelnen bei der Mangelhaftigkeit seiner optischen Hilfsmittel noch mancher Punkt ungeklärt blieb. In einer Veröffentlichung Bordas (1898) werden manche von Leydig schon richtig erkannte Verhältnisse abweichend beschrieben.

Am eingehendsten und gründlichsten hat Dierckx die Pygidialdrüsen der Coleopteren studiert. Besondere Erwähnung verdient die außerordentlich interessante vergleichende Untersuchung »Les glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides 1899«, in der unser Objekt behandelt wird. In dieser Abhandlung werden die vorhergehenden Arbeiten besprochen, ihre Resultate nachgeprüft und Irrtümer richtig gestellt. Was die Beschreibung der gröberen Morphologie anbelangt, so kann ich die Ausführungen von Dierckx nur bestätigen. Eine nochmalige Besprechung dieser Verhältnisse an Hand der französischen Arbeit scheint mir im Zusammenhang mit der hier gegebenen Darstellung von den Hautdrüsen des *Dytiscus* auch deshalb geboten, weil bezüglich der Histologie dieser Drüsen einiges zu den Ausführungen von Dierckx hinzuzufügen ist.

Morphologie der Pygidialdrüsen.

Die Pygidialdrüsen sind bei *Dytiscus* — wie bei allen Adephagen, wenn sie überhaupt vorkommen — in der Zweizahl vorhanden. Die paarigen Drüsen liegen im Bereich der drei letzten Abdominalsegmente beiderseits vom Rectum und Begattungs- bzw. Legeapparat (Fig. 36 *Py*). Jede Drüse besteht aus einem langen Drüsenschlauch (*Drsch*), dessen Wandung die secretorischen Elemente birgt und dessen Centrum der ableitende Kanal, der Centralkanal des Drüsenschlauches einnimmt; ferner aus einem kurzen Ausführungsrohr (*sc*), welches durch eine

blindsackartige Erweiterung einen Behälter (*rs*) für das Drüsensecret bildet. Der Ausführungsgang selbst zieht als schwach gewundenes Rohr von dem Secretbehälter, der auf der Höhe des unteren Endes der Rectalblase liegt, zu seiner Mündungsstelle in der Nähe des Afters.

Der Drüsenschlauch ist knäuelförmig um den Secretbehälter herum aufgewunden und zwar so, daß, wie DIERCKX richtig bemerkt, die

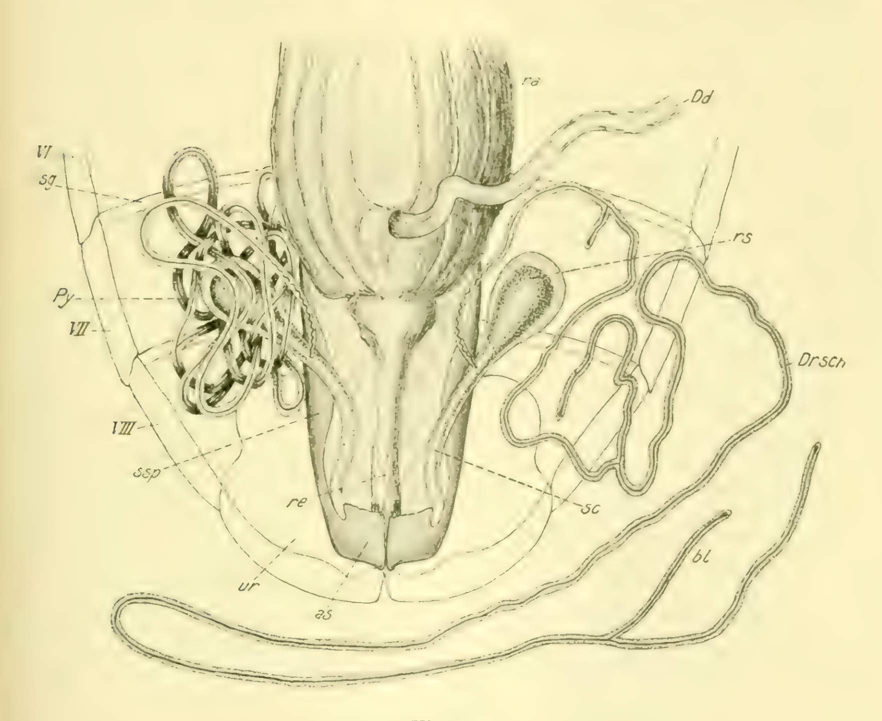


Fig. 36.

Hinterer Abschnitt des Abdomens des Käfers aufpräpariert. *as*, Analplatte; *bl*, Blindsack; *Dd*, Dünndarm; ***Drsch***, Drüsenschlauch; ***Py***, Pygidialdrüse; ***ra***, Rectalampulle; ***rs***, Reservoir; ***sc***, sekundärer Drüsenkanal; *sg*, Segmentgrenzen, *ssp*, Seitenspangen des Geschlechtsapparates; *ur*, Genitalklappen. Vergr. 8.

Schlingen von dem Ende des Behälters aus nach innen, also nach dem Darm zu, reichlicher vorhanden sind als nach den Flanken des Abdomens hin (Fig. 36, linke Drüse). Die Drüse ist von Tracheen kräftig umsponnen und in den Fettkörper eingebettet. In Fig. 36 wurden, nach sorgfältigem Wegpräparieren von Tracheen und Fettkörper, die Schlingen des Drüsenschlauches in möglichst natürlicher Lage dargestellt.

Der Drüsenschlauch besitzt eine Länge von etwa 60 mm; will man die richtigen Maße erhalten, so muß man beim Entwirren des Knäuels, beim Auseinanderlegen der Schlingen sehr vorsichtig verfahren, da sich die Drüse durch Zug stark in die Länge dehnen läßt, ohne zu zerreißen. Die durch Zug erreichte Länge kann die natürlichen Maße weit übersteigen; auf dieser Dehnbarkeit der Drüse beruhen jedenfalls auch die verschiedenen Längenangaben früherer Autoren. Der nahe seiner Mündung etwas verjüngte Drüsenschlauch besitzt, wie schon Leydig bemerkt hat, zwei bis drei Blindsäcke von verschiedener Länge (Fig. 36 *bl*). Im Durchschnitt sind sie 2—3 mm lang, jedoch kommen auch solche von 11 mm vor.

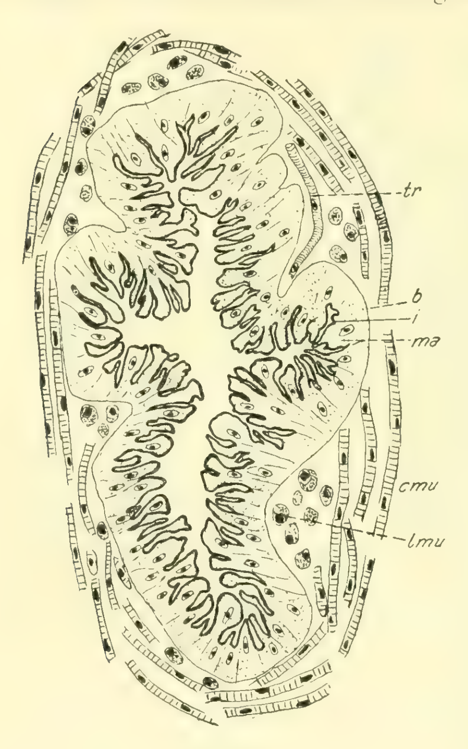


Fig. 37.
Querschnitt durch den Secretbehälter der Pygidialdrüse. *b*, Basalmembran; *cmu*, circulär verlaufendes Muskelbündel; *i*, Intima; *lmu*, Längsmuskel; *ma*, Matrix; *tr*, Trachee. Vergr. 320.

Betrachtet man die Drüse bei schwacher Vergrößerung, so schimmert das Lumen des Schlauches durch. Im Innern des Schlauches ist der Centralkanal zu erkennen; an den blinden Endigungen des Schlauches ist derselbe etwas kugelig erweitert. In dem letzten Abschnitt, kurz vor der Einmündung in den Sammelbehälter verläuft der Centralkanal in einer deutlich sichtbaren Zickzacklinie; aber auch in den übrigen Partien des Schlauches liegt der Kanal nicht immer central, wie Querschnitte lehren.

Der Secretbehälter ist eine birnenförmige Blase von 4 bis 5 mm Länge und 3 mm Breite im völlig gefüllten Zustand (Fig. 36 *rs*). Er geht allmählich sich verjüngend in das Ausführungsrohr über. Bordas schlägt vor, das Rohr von der Stelle ab zu rechnen, wo der Drüsenschlauch in das verjüngte Ende der Blase mündet. Der braune bernsteinfarbene Inhalt des Secretbehälters schimmert durch die helle Wandung durch.

Über den Bau der Wandung der Sammelblase finden sich abweichende Angaben. DUFOUR, LEYDIG und BORDAS sprechen von einer kräftigen Muskelschicht, die den Behälter umhüllt. Nach DIERCKX besteht die Muskelhülle nur aus wenigen gekreuzten Muskelbündeln. Ein Blick auf einen Querschnitt durch die Blase (Fig. 37) läßt erkennen, daß DIERCKX richtig beobachtet hat. Die Muskulatur besteht nur aus wenigen, im nichtkontrahierten Zustand locker übereinandergeschichteten Lagen von gekreuzt verlaufenden Muskeln. Die äußere Lage weist vorwiegend cirkulär verlaufende Bündel auf (*cmu*). Die eigentliche Wandung der Blase ist ein reichlich gefaltetes Epithel (*ma*), das eine stark lichtbrechende Intima abgeschieden hat (*i*), die naturgemäß allen Falten der Matrix folgt. Im gefüllten Zustand wird die Wandung stark gedehnt, so daß die Falten verschwinden; die Muskeln liegen ihr dann als eine dünne Schicht dicht an.

Das Ausleitungsrohr (*sc*) ist 8—9 mm lang und annähernd doppelt so umfangreich, wie der Drüsenschlauch. Kurz vor der Mündung geht seine Wandung in eine durchsichtige Membran über, welche denen des Geschlechtsapparates vollkommen ähnlich ist. Dadurch wird das Auffinden der Mündung des Ganges erschwert. Sie liegt in der Nähe der Ansatzstelle der oberen Bögen des männlichen und der Seitenspangen des weiblichen Geschlechtsapparates an den Analplatten. Zwischen den vorderen freien Enden der Analplatten und den Seitenspangen bzw. den oberen Bögen ist ein u-förmiger Einschnitt. Durch diese Einkerbung zieht das Rohr unter die Analplatten und mündet »dans le pli profond que forme la membrane arthrodiale postérieure du pygidium« (DIERCKX). Es kommt daher nicht zur Bildung einer gemeinsamen Mündung von Rectum und Drüse, einer Art von Cloake, sondern jede Drüse gibt ihr Secret direkt nach außen durch zwei Poren rechts und links neben dem After ab. Es muß auf diesen Umstand besonders hingewiesen werden, weil die hier gegebene Darstellung im Widerspruch mit der landläufigen Ansicht steht, welche die beschriebenen Drüsen in Beziehung zum Darmsystem bzw. zum After des Käfers setzen will. Eine solche Beziehung ist nicht vorhanden und es wäre daher wünschenswert, wenn die alte Bezeichnung Analdrüsen bald allgemein zugunsten des von DIERCKX vorgeschlagenen Namens Pygidialdrüsen fallen gelassen würde.

Der Bau der Wandung des Ausleitungsrohres gleicht dem des Secretbehälters fast vollkommen; nur ist die Muskellage hier dünner als an der Blase und die Fibrillenbündel scheinen vorwiegend in der Längsrichtung der Rohres zu verlaufen.

Histologie des secretorischen Abschnittes der Pygidialdrüsen.

Betrachtet man den Drüsenschlauch bei stärkerer Vergrößerung, so erkennt man die Kerne und Binnenblasen der Drüsenzellen, die

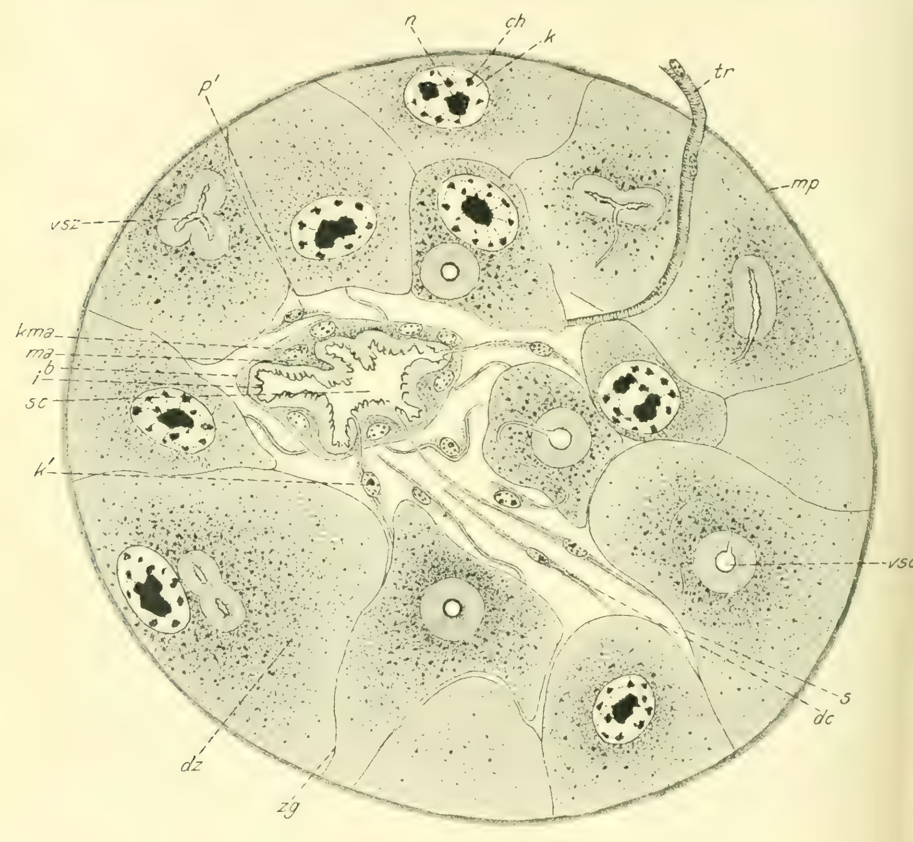


Fig. 38.

Querschnitt durch den Drüsenschlauch der Pygidialdrüse. *b*, Basalmembran; *ch*, Chromatin; *dc*, Drüsenkanal; *dz*, Drüsenzelle; *i*, Intima; *k*, Kern; *k*¹, Kerne der Matrix der Chitinröhrchen; *kma*, Kerne der Matrix; *ma*, Matrix; *mp*, Membrana propria; *n*, Nucleolus; *p*¹, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens; *ps*, Plasma; *s*, Spaltraum; *sc*, sekundärer Drüsenkanal; *tr*, Trachee; *ts*, Secret; *vsc*, Binnenblase mit centraler Ampulle; *vsz*, Binnenblase mit verzweigtem Chitinröhrchen; *zg*, Zellgrenzen. Vergr. 1080.

feinen Chitinröhrchen, die von den Drüsenzellen zum Centralkanal ziehen, sowie die Tracheen. Doch empfiehlt sich für das genauere Studium dieser Verhältnisse die Untersuchung von Schnittserien. Bevor wir uns dem Studium der Drüsenzellen zuwenden, sollen an Hand eines Querschnittes durch die mittlere Region des Drüsenschlauches

einige Worte über den Bau des secretorischen Abschnittes gesagt werden. Der kreisförmige Querschnitt zeigt im Innern des Drüsenschlauches den Centralkanal (Fig. 38 *sc*), ein dünnwandiges, faltenreiches Chitinrohr, das außen von seiner Matrix (*ma*) umhüllt wird. Mehr peripher und durch einen schmalen Zwischenraum vom Centralkanal getrennt, folgen die secernierenden Zellen, die durch feine Chitinröhrchen (*dc*) mit dem Centralkanal in Verbindung stehen.

Es ist nun als besonders auffallend und im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Typen der Komplexdrüsen stehend hervorzuheben, daß sich hier zwei Drüsenformen vorfinden, die sich im Bau der Binnenblase wesentlich unterscheiden. Die Drüsenzellen bilden die eigentliche Wandung des Drüsenschlauches, die mehrere Lagen von Zellen stark ist. Von den beiden Drüsenformen findet man die eine vorwiegend in der äußeren Schicht, die andre in den inneren Lagen; jedoch ist diese räumliche Sonderung nicht streng durchgeführt.

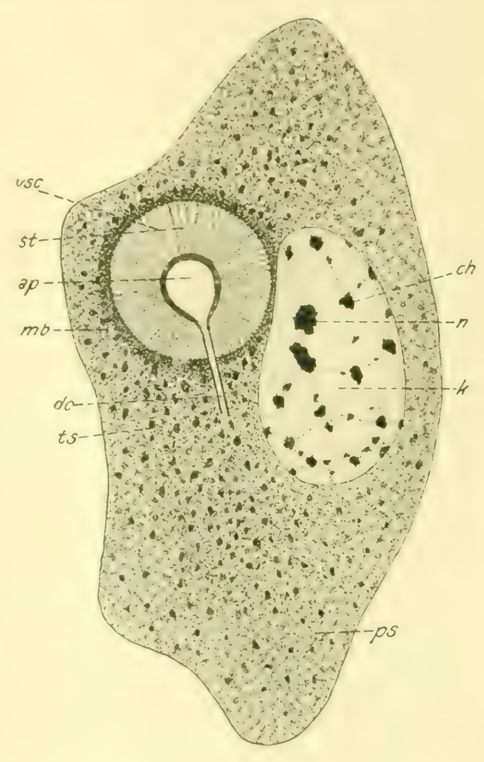


Fig. 39.
Schnitt durch eine Zelle der inneren Lage der Wandung des Drüsenschlauches. *ap*, Ampulle; *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *k*, Kern; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *st*, Strahlung in der Blase; *ts*, Secret; *vsc*, Binnenblase mit centraler Ampulle. Vergr. 2000.

Außen wird der Drüsenschlauch von einer dünnen Membran (Fig. 38 *mp*) umhüllt. Aus der Körperhöhle dringen Tracheen durch die Membran hindurch in den Drüsenschlauch und verzweigen sich zwischen den einzelnen Drüsenzellen (*tr*).

Die Drüsenzellen der inneren Schicht der Wandung des Schlauches besitzen einen Durchmesser von 30—50 μ. Sie sind oval oder unregelmäßig geformt; die benachbarten Zellen liegen dicht zusammengedrängt und platten sich gegeneinander ab. Die scharf um-

grenzten secretorischen Elemente enthalten einen hellen bläschenförmigen Kern (Fig. 39 *k*), dessen Chromatin in einem Nucleolus (*n*) und zahlreichen Brocken (*ch*) auf einem deutlich sichtbaren Kernnetz angeordnet ist. Am Totalpräparat ist zuweilen ein schön ausgeprägter Chromatinfaden zu erkennen. Gelegentlich treten auch zwei Nucleolen auf; sie bestehen nach DIERCKX aus einem Haufen kleiner Chromatinkörnchen und ihre starke Färbbarkeit durch Hämatoxylin erlaubt nicht »de douter de leur nature plastinienne«. Der Durchmesser der Kerne soll nach DIERCKX zuweilen die Größe von 36 μ erreichen können. So große Kerne fand ich nicht, ihr Durchmesser betrug im allgemeinen etwa 20 μ.

Das Plasma der Zellen besitzt einen anscheinend wabigen Bau. Seine netzförmige Struktur ist an der Peripherie der Zelle gut zu erkennen, während es im Innern, in der Umgebung von Kern und Binnenblase eine dichte körnige Beschaffenheit annimmt. In diesem verdichteten Plasma fallen stark färbbare Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die Secretkörnchen (*ts*), auf. Am frischen Objekt besitzt es granuläre Struktur; seine Einschlüsse sind nach DIERCKX öliger Natur. Bei der Konservierung werden diese im Plasma suspendierten Tropfen in Form von Secretkörnchen ausgefällt. Dieselben lagern sich häufig in einer dichten Zone um die Binnenblase; daraus darf man schließen, daß die Zelle sich anschickt, ihr Secret abzugeben.

Der secretausleitende Apparat erinnert an die Verhältnisse, die wir bei den typischen einzelligen Hautdrüsen fanden. Das Chitinröhrchen (*dc*) ist an seinem Ende zu einer dickwandigen Kugel von ansehnlichem Durchmesser aufgetrieben (*ap*); bei den einzelligen Hautdrüsen besitzt es flaschenförmige Gestalt (Fig. 19). Dieser kugelig erweiterte Abschnitt des Rohres (*ap*) steckt in einer Binnenblase (*vs*), die hier ebenfalls Kugelform besitzt. Von der Wandung der Binnenblase (*mb*) gehen auffallend viel Plasmafäden (*st*) zum Chitinkanal, so daß der Raum der Binnenblase von einer sehr dichten Strahlung erfüllt ist. Die Fasern sind kräftiger und bestehen aus einem dichteren körnigeren Plasma als in den übrigen Drüsen.

Die Wandung der Blase ist eine sehr dünne Membran (*mb*); in ihr kann man dunkle Punkte erkennen, die in eine helle Grundsubstanz eingebettet sind. Diese Punkte sind die Verbindungsstellen der Plasmafäden im Innern der Binnenblase mit dem außerhalb der Blase gelegenen Zellplasma. Ob irgendeine Beziehung besteht zwischen der auffallend dichten Strahlung in der Binnenblase und dem Umstand, daß die Wandung nur eine ganz dünne Membran ist, kann ich

nicht sagen. Sehr häufig war in allernächster Umgebung der Binnenblase eine auffällige Verdichtung des Plasmas zu konstatieren. Dieser Plasmamantel der Blase erscheint auf Schnitten als ein dunkler Ring. Es liegt nun die Vermutung nahe, daß diese Plasmazone mit zur Wandung der Binnenblase gehört, so daß auch die Zellen mit centraler Ampulle die bei den Schreckdrüsen aufgefundene dichte Wandung der Binnenblase besäßen. Da aber eine scharfe Grenze der Schicht gegen das übrige Zellplasma nicht zu erkennen ist, so muß man die Zone, die übrigens auch DIERCKX in seinen Figuren andeutet, zum Zellplasma rechnen.

Eine ausgesprochen strahlige Anordnung des Plasmas um die Binnenblase herum, wie sie DIERCKX beschreibt, war in den von mir untersuchten Exemplaren nicht vorhanden. Das dürfte darauf zurückzuführen sein, daß mir andre Secretionsstadien vorlagen und die Zellen jene auffälligen Begleiterscheinungen der Secretausleitung also nicht zeigen konnten.

Die Drüsenzellen der äußeren Schicht der Wandung des Drüsenschlauches übertreffen im allgemeinen die Zellen der inneren Lage an Größe. In bezug auf Kern und Plasma gleichen sie den obigen so sehr, daß jene Ausführungen auch für diese gelten. Nur im Bau der Binnenblase besteht ein auffälliger Unterschied zwischen den beiden Drüsenformen.

Das ausleitende Chitinröhrchen dieser Zellen verzweigt sich an seinem Ende in zwei bis vier kurze Äste von unregelmäßiger Form; an den Verzweigungsstellen ist der Kanal schwach aufgetrieben (Fig. 40 *dcz*). In den Pygidialdrüsen von *Anchomenus* beschreibt DIERCKX auffällig lange Binnenblasen, die an ihrem Ende kurze Verzweigungen aufweisen. In den Zellen der »glande annexe« von *Carabus* sind nach demselben Autor in seltenen Fällen zwei Binnenblasen (anscheinend Verzweigungen) vorhanden. Die sonst glatte Wandung des Chitinröhrchens unsrer Drüsenzellen besitzt in den Zweigen Warzen und buckelförmige Erhebungen, Ausbuchtungen (Fig. 40 *dcz*). Gegen das blinde Ende verjüngen sich die Zweige. Die Binnenblase folgt den Verzweigungen des Kanales in einzelnen Ausbuchtungen, so daß sie jetzt nicht mehr einen elliptischen Körper, sondern ein verzweigtes lappiges Gebilde vorstellt. LEYDIG zeichnet in seinen Figuren kleeblattartig geformte Binnenblasen.

Die Wandung der Blase ist eine deutlich zweiseitig begrenzte Membran (*mb*), wie in den Schreckdrüsen, die sich durch ihre helle Färbung von dem Zellplasma gut abhebt. Sie besitzt Durchbohrungen

(*mbp*), durch die feine Plasmafäden in die Blase eintreten (*st*) und zu den Ästen des ausleitenden Kanälchens ziehen; diese Verhältnisse stimmen also mit den bei den übrigen Komplexdrüsen beschriebenen überein. Die Ansatzstellen der Fasern sind über die ganze Oberfläche der Zweige des Chitinröhrchens verteilt. Dierckx stellt in seiner Fig. 46 die Verhältnisse so dar, als sei jeder Ast von einer besonderen allseitig abgeschlossenen Binnenblase umgeben, deren Plasmastrahlung von den blindgeschlossenen Enden der Zweige des Chitinröhrchens ausgeht. Das Schnittbild (Fig. 40) zeigt, daß die Binnenblase ein einheitlicher Raum ist, der nur Aussackungen aufweist.

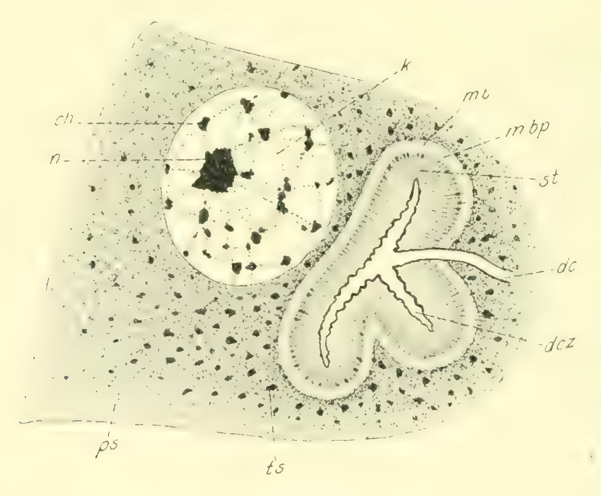


Fig. 40.

Schnitt durch eine Zelle der äußeren Lage der Wandung des Drüsenschlauches. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *dcz*, Zweige des Chitinröhrchens; *k*, Kern; *mb*, Wandung der Blase; *mbp*, Durchbohrung der Wandung; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *st*, Strahlung in der Blase. Vergr. 2000.

Dierckx hat die bedeutende Stärke der Wandung der Binnenblase nicht bemerkt. Er zeichnet auch bei diesen Drüsen nur eine dünne Grenzlinie als Wandung. Immerhin ist zu bemerken, daß mir derartig auffällige Bilder wie in den Schreckdrüsen (Fig. 26) hier nicht begegnet sind. Wenn man erst einmal durch das Studium der Schreckdrüsen auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden ist, dann ist auch bei diesem Objekt die Wandung deutlich zu erkennen.

Das Vorkommen der ganz verschieden dicken Wandungen in nebeneinanderliegenden Drüsenzellen entkräftet von vornherein den Einwand, daß es sich bei der Beschreibung der Binnenblase der im Prothorax gelegenen Komplexdrüse um durch die Konservierung hervorgerufene Kunstprodukte handelt. Es wäre dann unerklärlich,

daß auf einem und demselben Schnitt die Wandung der Blase der beiden Zellarten immer ihre specifische Struktur zeigt, gleichgiltig ob mit FLEMMINGscher Lösung oder mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviertes Material vorliegt.

Die Secretion wird in diesen Drüsen einen ähnlichen Verlauf nehmen, wie in den Schreckdrüsen. Die strahlige Anordnung des Plasmas in der Umgebung der Binnenblase war an diesen Zellen etwas klarer ausgeprägt. Mit dieser Erscheinung stimmt der Umstand überein, daß im Innern der Binnenblase nur sehr wenig Secretkörnchen zu finden waren, während sie in der Umgebung der Blase reichlich angehäuft lagen; die Zellen waren im Begriff, mit der Secretausleitung zu beginnen.

Wir finden also bei den Pygidialdrüsen die bemerkenswerte Tatsache, daß der secretorische Abschnitt aus zwei Arten von Drüsenzellen besteht, die sich im Bau ihres ausleitenden Apparates stark unterscheiden. Als Parallele zu diesen Verhältnissen könnte man vielleicht die Drüsenpakete des Scheidenrohres heranziehen. Auch dort finden wir zwei verschiedene Drüsentypen, die sich am Aufbau des Paketes beteiligen, doch bleibt zu bedenken, daß wir es da nicht, wie bei den Pygidialdrüsen, mit einem einheitlichen Organ, sondern nur mit einer verhältnismäßig lockeren Vereinigung von Hautdrüsen zu tun haben.

Der Umstand, daß wir in den Pygidialdrüsen zwei Formen von Secretherden vorfinden, legt die Vermutung nahe, daß auch zwei verschiedene Secrete hervorgebracht werden. In der Tat hat DIERCKX gezeigt, daß der Inhalt der Sammelblase und des Centralkanals ein Gemisch aus zwei verschiedenen Stoffen, eine Emulsion, ist. Diese Tatsache war auch MECKEL schon bekannt. Dieser Forscher schreibt: »man sieht in der centralen Röhre des Follikels (Centralkanal) Öltropfen, die in einer wässerigen Flüssigkeit schwimmen«. Unter dem Mikroskop betrachtet, erkennt man zahllose kleine Fett- oder Öltröpfchen, die in einer Flüssigkeit schwimmen. Beobachtet man ohne Deckglas, so wird das Secret »bientôt ambré c'est que les gouttelettes huileuses se confondent sans doute par suite de l'évaporation du liquide accessoire«.

Leider kann man an einer frischen Drüse in den Zellen die verschiedenen Secretarten nicht unterscheiden. Es läßt sich nicht feststellen, ob das Secret in der einen Drüsenart etwa in der äußeren Schicht der Wandung des Schlauches ein Fett ist und die »wässerige Flüssigkeit« die andre Komponente der Emulsion von den Zellen der Innen-

lage abgeschieden wird. Zur Beobachtung derartig feiner Details ist die frische Drüse viel zu undurchsichtig. Hellt man das Objekt aber künstlich auf, so besteht die Gefahr, daß die Secrete durch das Reagens verändert werden und so der Beobachter zu falschen Schlüssen geführt wird.

Wenn somit die direkte Beobachtung versagt, so lassen die histologischen Befunde immerhin einige Vermutungen über die Bildungsstätte der verschiedenen Secrete zu, und diese seien hier kurz geäußert. Es ist wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die »wässerige Flüssigkeit«, nach Dierckx ein stark flüchtiger Körper, leichter im stande ist, durch eine Membran hindurch zu diffundieren, als der weniger verdunstende ölige Bestandteil des Secrets. Es wird also das flüchtige Secret die Wandung des ausleitenden Chitinröhrchens leichter passieren können als der fettige Rückstand des Secrets. Nun hatte sich in den früheren Ausführungen gezeigt, daß die Funktion der Wandung der Binnenblase darin zu erblicken sei, daß sie in der Umgebung des ausleitenden Röhrchens eine Zone gegen das Zellplasma abgrenzt, in der gesteigerte Druck- und Spannungsverhältnisse herrschen, die das Durchtreten des Secrets durch die Chitinwandung des Kanals auf dem Wege der Osmose ermöglichen oder erleichtern. Die flüchtige Komponente des Secretes wird leicht durch die Wandung des Röhrchens diffundieren können. Infolgedessen werden die Druckverhältnisse im Innern der Binnenblase jener Zellen, die dieses Secret hervorbringen, nur wenig von den im Zellplasma herrschenden abweichen. Daraus folgt, daß die Binnenblase dieser Zellen nur durch eine dünne Wandung gegen die Zelle abgegrenzt zu werden braucht.

Anders liegen die Verhältnisse bei jenen Zellen, die den weniger flüchtigen, also wahrscheinlich auch schwerer diffundierenden öligen Bestandteil des Secrets hervorbringen. In der Binnenkapsel dieser Drüsen müssen starke Spannungen herrschen, um das Secret in das Chitinröhrchen zu schaffen. Diese gesteigerten Druckverhältnisse erfordern aber einen dickwandigen Abschluß der Binnenblase, da sie sich sonst gegen den übrigen Zelleib ausgleichen würden. Folglich werden diese Drüsen, die den fettigen Bestandteil des Secrets produzieren, durch den Besitz einer dicken Wandung der Binnenblase ausgezeichnet sein.

Auf Grund dieser Überlegung vermute ich, daß die fettige Substanz des Secrets der Pygidialdrüsen in den Zellen der äußeren Lage der Wandung des Drüsenschlauches, die leicht flüchtige Substanz, »die wässerige Flüssigkeit«, in den Zellen der inneren Schicht gebildet wird.

Das Chitinröhrchen der Drüsenzellen. Von jeder secernierenden Zelle geht ein dünnes Chitinröhrchen aus, welches das Secret in den Centralkanal leitet. Nach dem Verlassen der Binnenblase beschreibt die Capillare zunächst einige Schleifen und Windungen in der Zelle; ein Schnitt kann also in einer Drüsenzelle das Kanälchen mehrmals treffen. Die Röhre tritt dann aus dem Secretherd heraus und sucht sich ihren Weg zwischen den benachbarten secretorischen Elementen hindurch; sie verläuft also intercellulär. Wenn unter dem Einfluß der Konservierungsflüssigkeit benachbarte Zellen durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt worden sind (Fig. 38 *s*), so erkennt man deutlich, daß die Röhren (*dc*) zwischen den Zellen hindurch verlaufen. Die gleiche Auffassung vertritt auch Dierckx. Die Capillaren ziehen zum Centralkanal und durchsetzen einzeln seine Wandung.

Die Röhrchen sind von einem feinen Plasmasaum umhüllt, in dem kleine ovale Kerne liegen. Diese Matrix der Kanälchen mit ihren Kernen fanden wir schon bei den einzelligen Hautdrüsen, sowie in den übrigen Komplexdrüsen. Auch auf gleichlautende Beschreibungen in der Literatur war oben schon hingewiesen worden.

Dierckx hat die Bedeutung der kleinen Kerne nicht klar erkannt. Er deutet zwar die Möglichkeit an, daß sie vielleicht zu den feinen Kanälchen gehören, er scheint jedoch mehr geneigt zu sein, sie für die Kerne feiner bindegewebiger Membranen zu halten, die jede einzelne Drüsenzelle wie eine Tasche umhüllen. Der ganze Drüsenschlauch wird außen zweifellos von einer den Drüsenzellen dicht aufliegenden kernlosen Membrana propria umhüllt. Allerdings konnte auch Dierckx dieselbe nie isoliert, etwa durch Schrumpfung von den Drüsenzellen abgehoben, beobachten. Dieselbe ist nach außen nicht scharf konturiert, sondern geht fein zerfranst aus (*mp*). Dierckx stellt sich nun vor, daß die Membran sich eingefaltet hat und taschenartig jede Drüsenzelle umhüllt. Sie müßte dann aber auf Querschnitten durch den Drüsenschlauch mehr hervortreten, als es die tatsächlich nur vorhandenen einfachen Zellgrenzen (*zg*) tun. Dazu kommt noch folgendes. Bei Färbung nach van Gieson nimmt die Membrana propria einen intensiv roten Ton an, ist also höchstwahrscheinlich bindegewebiger Natur. Wären die Zellgrenzen Einfaltungen der Membran, so müßten auch sie diese Färbung zeigen. In Wirklichkeit ist aber zwischen den Drüsenzellen nicht die leiseste Spur einer Rotfärbung zu erkennen.

Die Zugehörigkeit der kleinen Kerne zur Matrix der Kanälchen geht klar aus solchen Schnitten hervor, in denen die Röhrchen frei in einem Spalt-(Schrumpfungs-)raum zwischen benachbarten Zellen

verlaufen (Fig. 38 *s*). Die Kerne *k'* liegen dann den Röhrchen direkt auf; sie sind in den feinen Plasmasaum *p'* eingebettet, der dieselben umhüllt.

Der Centralkanal des Drüsenschlauches ist, wie schon zu Beginn dieses Kapitels bemerkt wurde, ein Teil des sekundären Ausleitungskanals der Komplexdrüsen; er ist also eine Einstülpung der Körperdecke. Seine Wandung, die tiefe Falten und Vorwölbungen in das Lumen des Kanals hinein aufweist (Fig. 38 *sc*), läßt an Querschnitten die drei Bestandteile der Körperwand, Chitindecke, Matrix und Basalmembran erkennen. Die chitinöse Intima (*i*) ist stark gefaltet und fein lamellös strukturiert. Die Matrix (*ma*) besteht aus flachen Zellen, deren Grenzen nicht gut zu erkennen sind. Die helle Intima ist gegen das dunkel gefärbte dichte Plasma der Matrix scharf abgesetzt. Die kleinen bläschenförmigen, ovalen Kerne (*kma*) derselben sind chromatinarm. Die Basalmembran (*b*) grenzt das Epithel des Kanals gegen die Drüsenzellen hin ab. Der Centralkanal nimmt die ausleitenden Chitinröhrchen sämtlicher secernierender Zellen der Pygidialdrüse auf und führt das Secret der Sammelblase zu.

Physikalisch-chemische Natur des Secrets. Es war oben bereits gesagt worden, daß das Secret als eine Emulsion anzusprechen ist; Tropfen einer fettigen Substanz sind in einer wässerigen Flüssigkeit suspendiert. Diese letztere ist leicht flüchtig; es bleibt ein dunkel gefärbter Rückstand, wenn die flüchtige Substanz aus dem Secret verdunstet. Dierckx untersuchte das Verhalten dieses Rückstandes zu den verschiedensten Reagenzien. Das Secret bringt auf Stärkepapier einen dauernden Fleck hervor; es reduziert die Osmiumsäure, wird von Pottasche verseift und bildet mit Säuren wieder Emulsionen. Der Rückstand ist in konzentriertem Alkohol, Äther, Chloroform und Schwefelkohlenstoff löslich. Bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure färbt er sich rot. Aus diesen Angaben geht hervor, daß der weniger flüchtige Teil des Secrets eine fettige ölige Substanz ist. Sehr auffällig ist die Tatsache, daß das Secret schwerer als Wasser ist; bringt man einige Tropfen des Secrets in Wasser, so sinken diese sofort auf den Boden des Gefäßes. Im allgemeinen sind die Fette leichter als Wasser, schwimmen also auf ihm. (Funktion der Drüse s. S. 499).

Die Zusammensetzung des Secrets der Pygidialdrüsen aus zwei Komponenten bietet nichts Befremdendes und ist kein Ausnahmefall. Ähnliche Angaben liegen aus verschiedenen Insektenordnungen vor. Es ist z. B. schon lange bekannt, daß das Secret der Spinndrüsen der Seidenraupe aus mehreren Elementen zusammengesetzt ist. Fauré-Fremiet unterscheidet in dem Secret der Lippendrüse der Hydro-

cores drei verschiedene Substanzen, ein Fett und zwei in Alkohol unlösliche Körper. BLUNCK zeigt in den Schreckdrüsen (Zweiter Teil), daß auch deren Secret aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Bei diesen Drüsen ist aber, wie in einem früheren Abschnitt gezeigt wurde, nur eine einzige Form von Drüsenzellen vorhanden.

Die morphologische Deutung der Pygidialdrüsen.

Die Pygidialdrüsen sind zweifellos die höchst organisierte Drüsenform unsers Käfers. Es bleibt nur noch die Frage zu beantworten, wie sich die komplizierten Bildungen auf niedere Drüsenformen, also auf die bereits besprochenen, zurückführen lassen. Da finden wir, daß sie den pseudoacinösen Drüsen am nächsten stehen. Das erhellt aus der Anordnung der secernierenden Zellen im secretorischen Abschnitt der Drüsen. In den Pseudoacini dieser Drüsen waren die einzelligen Secretherde in der Wandung der kurzen Drüsensäcke angeordnet (Fig. 31 *Drs*). Auch in den Pygidialdrüsen bilden, wie wir oben gesehen haben, die Drüsenzellen die eigentliche Wandung des Drüsenschlauches. Die zahlreichen Drüsensäcke der pseudoacinösen Drüsen sind bei den Pygidialdrüsen bis auf einen reduziert worden. Da aber die Zahl der Drüsenzellen bei den Pygidialdrüsen eine sehr viel größere als bei den pseudoacinösen Drüsen ist, so muß der einzige Pseudoacinus, der nun alle secretorischen Elemente der Drüse enthält, eine außerordentliche Entwicklung erfahren; in der Tat ist ein Drüsensack der pseudoacinösen Drüse nur 0,38 mm lang, während der Drüsenschlauch der Pygidialdrüse eine Länge von 60 mm besitzt. Die außerordentliche Steigerung der Zahl der secretorischen Elemente und die damit bedingte Volumenvergrößerung, insbesondere die große Längenausdehnung des Pseudoacinus machen einige Änderungen des Baues des Drüsenschlauches nötig, die eine Vervollkommnung der einfachen Säcke der pseudoacinösen Drüsen bedeuten. Bei diesem letzteren bilden die Drüsenzellen nur eine einschichtige Wandung der Pseudoacini (Fig. 31 *dz*). In den Pygidialdrüsen besteht die Wandung des Drüsenschlauches aus mehreren Lagen von Secretherden (Fig. 38 *dz*).

Im Innern der Pseudoacini der Drüsen des Mesothorax vereinigen sich die chitinösen Ausleitungskanälchen aller Drüsenzellen des Pakets zu einem Bündel (Fig. 31 *dc*) und ziehen zu dem Zweige des sekundären Ausleitungskanals (*sz*); derselbe reicht nicht bis an die Drüsensäcke, sondern die chitinösen Röhrchen kommen ihm auf halbem Wege entgegen und vereinigen sich mit ihm in einiger Entfernung vom Drüsensäckchen (Fig. 31).

Für die Pygidialdrüsen wäre eine derartige Anordnung von Chitinröhrchen und sekundärem Ausleitungskanal wenig glücklich. Wenn in den Pygidialdrüsen jede einzelne secernierende Zelle ihr Secret durch ein besonderes Röhrchen bis in den Sammelbehälter (Fig. 36 *rs*) leiten sollte, so müßten die Zellen des oberen Endes des Drüsenschlauches außerordentlich lange (eventuell 60 mm) Capillaren bilden. Bei der großen Zahl der Secretherde würde das Bündel der gesamten Chitinröhrchen so umfangreich werden, daß es in dem unteren Abschnitt des Drüsenschlauches, in der Nähe seiner Mündung in den Secretbehälter, keinen Platz mehr in dem engen Lumen des Drüsenschlauches haben würde. Diese Schwierigkeiten werden umgangen, indem ein Ast des sekundären Ausleitungskanals in den Drüsenschlauch eindringt und ihn als gemeinsames Sammelrohr des Secrets aller Drüsenzellen bis an sein blindgeschlossenes Ende durchzieht. Diese Verlagerung des sekundären Ausleitungskanals in das Innere des Drüsenschlauches bedeutet eine Weiterentwicklung der Pygidialdrüsen über die pseudoacinösen Drüsen hinaus.

Es gibt nun Drüsen, allerdings nicht bei *Dytiscus*, sondern bei einem andern Adephagen, welche eine Übergangsstufe von der Form der pseudoacinösen Drüsen zum Typ der Pygidialdrüsen des *Dytiscus* darstellt. Es handelt sich um die von Dierckx beschriebenen Pygidialdrüsen von *Chlaenius velutinus*. Der secretorische Abschnitt dieses Organs besteht aus zahlreichen Pseudoacini, ganz wie bei den Drüsen des Mesothorax von *Dytiscus*. In das Innere dieser einzelnen Drüsensäcke ist je ein Zweig des sekundären Ausleitungskanals eingedrungen. Diese Pseudoacini lassen also in den wesentlichen Zügen den Bau des Drüsenschlauches der Pygidialdrüsen von *Dytiscus* erkennen.

Im allgemeinen findet man eine Anordnung der secretorischen Elemente in der Wandung eines langen Schlauches vorwiegend bei den ghiandole pluricellulari semplici. So bilden z. B. die Spinndrüsen der Raupen von *Bombyx mori* lange schlauchförmige Organe. Es besteht aber zwischen diesen Drüsen und dem secretorischen Abschnitt der Pygidialdrüsen ein grundlegender Unterschied, insofern als bei *Dytiscus* jede einzellige Drüse ein chitinöses Ausführungsrohr besitzt. Der im Centrum des Drüsenschlauches verlaufende gemeinsame Secretkanal ist bei *Dytiscus* nicht von der Gesamtheit der Drüsenzellen ausgeschieden worden, sondern der Centralkanal ist, wie schon mehrfach betont wurde, ein Abschnitt des sekundären Ableitungsapparates. Wegen seiner eigentümlichen Lage ganz im Innern des Drüsenschlauches

wurde er in den obigen Ausführungen gemeinsam mit dem secretorischen Abschnitt als Drüsenschlauch bezeichnet und ihm das mit einem Secretbehälter versehene Ausleitungsrohr gegenübergestellt. Wo also in den obigen Ausführungen der Ausdruck Drüsenschlauch in diesem Sinne verwandt wurde, war immer im Auge behalten worden, daß der Drüsenschlauch aus den secretorischen Elementen und einem Abschnitt des sekundären Ausleitungsganges der Drüse zusammengesetzt ist.

Aber nicht allein in bezug auf die gröbere Morphologie des secretorischen Abschnittes haben die Pygidialdrüsen eine Weiterentwicklung über die pseudoacinösen und Schreckdrüsen hinaus erfahren, sondern auch in dem specifischen histologischen Bau ihrer beiden Drüsenzellformen dokumentiert sich die höhere Organisationsstufe dieser Komplexdrüsen. Wir finden in den Pygidialdrüsen zwei Formen von Drüsenzellen, die einige weitere interessante Modifikationen des Bauplanes der einzelligen Hautdrüsen bilden, und in ihrem Vorkommen allein auf dieses Organ beschränkt sind.

Würde also schon allein die höhere Organisation des secretorischen Abschnittes uns berechtigen, die Pygidialdrüsen als die höchst entwickelten Komplexdrüsen des *Dytiscus* anzusprechen, so läßt sich noch zeigen, daß auch hinsichtlich des sekundären Ausleitungsapparates die Pygidialdrüsen diese Stellung verdienen.

Der durch Einstülpung der Körperwand entstandene sekundäre Ausleitungskanal zerfällt in zwei Teile. Er besteht, wie oben schon ausgeführt wurde, aus einem weiten Rohr, (Fig. 36 *sc*), welches mit einer blindsackartigen Erweiterung (*rs*), einer Secretblase, versehen ist. Dieser Abschnitt entspricht dem unverzweigten Stammstück des Ausleitungskanals der pseudoacinösen Drüsen (Fig. 31 *sc*). Die Ausstattung dieses Abschnittes mit einer Blase, die eine Eigenmuskulatur aufweist, bedeutet aber einen Fortschritt gegenüber dem Ausleitungskanal jener Komplexdrüsen. Der zweite Abschnitt, der Centralkanal, entspricht, wie oben schon ausgeführt wurde, den Zweigen des sekundären Ausleitungsapparates der pseudoacinösen Drüsen.

Außerdem dokumentiert die reichere Gliederung in Ausleitungsrohr, Secretbehälter und Centralkanal des Drüsenschlauches die Weiterentwicklung auch dieses Abschnittes über die Schreckdrüsen hinaus.

Auf Grund dieser verschiedenen Momente sind die Pygidialdrüsen als die höchst entwickelte Drüsenform unsers Käfers anzusprechen.

d. Die segmentale Anordnung der Komplexdrüsen.

Eine sehr auffällige Eigenschaft der Komplexdrüsen ist ihre segmentale Anordnung im Körper von *Dytiscus marginalis*. Paarweise treten sie im Prothorax, Mesothorax und in den Abdominalsegmenten 1—7 und im Analsegment auf. Im Metathorax und im ansehnlich entwickelten achten Abdominalsegment fehlen die Drüsen.

Es liegen in der Literatur eine Reihe von Angaben über segmental angeordnete Drüsenbildungen bei Insekten vor, von denen folgende hier angeführt werden mögen: Henseval veröffentlichte 1895 eine vergleichende Untersuchung über »Les Glandes de Gilson an *Phryganea grandis*, mehreren *Limnophilus*-Arten und *Anabolia nervosa*. Die Drüsen stimmen bei den genannten Formen darin überein, daß sie paarige stark verästelte schlauchförmige Organe vorstellen, die in den Thoraxsegmenten vorkommen. Die Ausleitungskanäle vereinigen sich zu einem unpaaren Gang, der in der Mittellinie der Ventralseite mündet. Der histologische Bau dieser Drüsen weicht von dem der Komplexdrüsen des *Dytiscus* ganz bedeutend ab; es fehlt den einzelnen Drüsenzellen das ausleitende Kanälchen mit seiner Binnenkapsel. Die secretorischen Elemente sind vielmehr alle um einen central gelegenen Ausleitungskanal angeordnet, der die ganze Länge des Drüsenschlauches durchzieht (Ghiandole pluricellulari semplici). Die Entleerung des Secrets erfolgt durch die chitinisierte Wandung in das Lumen des centralen Ganges. Henseval erblickt in diesen Drüsen »phylogenetisch alte Erbstücke von den wurmähnlichen Vorfahren der Insekten (Arthropoden). Sie sind die modifizierten Segmentalorgane.«

Auch Sulc (1909) beschreibt bei den Larven der Cocciden zusammengesetzte Drüsen in den beiden ersten Abdominalsegmenten. Die secretorischen Elemente bilden die Wandung einer umfangreichen Blase, des Reservoirs. Diese Drüsen glaubt Sulc »mit den Coxaldrüsen und eventuell mit Nephridialüberbleibseln homologisieren zu können«.

Viel ausgeprägter ist die segmentale Anordnung der Häutungsdrüsen von *Bombyx mori*, die Verson entdeckt und zuletzt 1911 in einer Arbeit zusammenfassend beschrieben hat. »Bis zur Verpuppung finden sich bei *Bombyx mori* die Exuvialdrüsen in der ständigen Zahl von 15 Paaren vor.« Zwei Paare liegen in jedem Thoraxsegment, je ein Paar in den Abdominalsegmenten 1—7 und zwei Paare in dem achten Bauchring. In jedem Segment des Thorax mündet eine Drüse über dem Stigma, die zweite am Grunde der Extremität. In den

Abdominalsegmenten sind die Drüsen direkt über dem Stigma angeordnet; nur im achten Segment ist auch eine Drüse unter dem Stigma vorhanden. Die vier Drüsen des letzten Abdominalsegmentes werden bei der Häutung in die Puppe resorbiert.

Die Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* sind dreizellige Gebilde. Sie bestehen aus einem einzelligen Secretherd und aus zwei Zellen, welche einen Ausleitungskanal für das Secret bilden.

Ganz ähnliche Häutungsdrüsen hat Plotnikow (1904) bei *Bombyx*, bei *Smerinthus*, *Gastropacha pini*, *Phalera bucephala* beschrieben. Zahl und Anordnung der Drüsen erinnert an die Verhältnisse bei *Bombyx mori*. R. Schulze hat 1912 eine kurze Arbeit »Über Verson-Drüsen bei Lepidopteren« erscheinen lassen.

Über das Vorkommen segmental angeordneter Drüsen bei Coleopterenlarven berichtet zunächst Claus, der bei *Lina populi* im Thorax und Abdomen Drüsen fand, die mit den Schreckdrüsen des *Dytiscus* gewisse Ähnlichkeit haben. Plotnikow beschreibt in seiner oben erwähnten Arbeit segmental angeordnete Häutungsdrüsen bei *Chilocorus renipustulatus* und einigen nicht näher bestimmten Coccinellidenlarven. Ferner hat Giacosa derartige Anordnungen von Drüsen bei *Agelastica Alni* beobachtet. Schließlich sei noch die Angabe von Georgévitch (1898) erwähnt, wonach bei *Ocypus olens* ein Paar Drüsen im Kopf, drei Paar im Thorax und zehn Paar im Abdomen vorkommen. Diese Drüsen bestehen aus einer großen Zahl von fingerförmigen Röhren, die zuweilen am blinden Ende gegabelt sind. Die Schläuche besitzen ein kleines Lumen, welche von einer chitinösen Intima ausgekleidet wird. Die Wandung des Rohres wird von Drüsenzellen gebildet.

Georgévitch wendet sich entschieden gegen die von Henseval vertretene Auffassung, daß jene segmental angeordneten Drüsen modifizierte Segmentalorgane seien.

In den aufgeführten Beispielen hat man die Drüsen nur bei den Larven gefunden. *Dytiscus marginalis* ist meines Wissens der einzige bisher bekannte Coleopter, der eine so ausgeprägte segmentale Anordnung seiner Drüsen als Imago erkennen läßt.

Bei der Besprechung der verschiedenen Formen von zusammengesetzten Drüsen unsers Käfers war immer besonderer Nachdruck darauf gelegt worden, daß der secretorische Abschnitt aller Drüsen aus einzelligen Hautdrüsen aufgebaut ist. Geht man die oben aufgestellte Reihe der Drüsen aufwärts durch, so kann man verfolgen,

wie der secretorische Abschnitt zunächst nur aus Haufen typischer einzelliger Hautdrüsen besteht, wie dann diese Elemente sich zu einzelnen Gruppen, Paketen, vereinigen, die ihrerseits schließlich eine komplizierte Anordnung der Zellen in den Pseudoacini aufweisen können. Immer aber sind es einzellige Hautdrüsen, also modifizierte Hypodermiselemente, welche die Bausteine der einfachsten, wie der kompliziertest gebauten Drüsen bilden. Bei *Dytiscus* kann über die Zurückführung der Komplexdrüsen auf die Hypodermis, d. h. auf Hautdrüsen, kein Zweifel bestehen. Allein auf Grund der segmentalen Anordnung Beziehungen zu den Segmentalorganen der Würmer konstruieren zu wollen, dürfte insofern unstatthaft sein, als auch sehr primitive Drüsenbildungen, deren nahe Verwandtschaft zu den einzelligen Hautdrüsen klar auf der Hand liegt, wie die Häutungsdrüsen von *Bombyx mori*, eine ausgesprochen segmentale Anordnung aufweisen können. Die regelmäßige (segmentale) Anordnung der Drüsen dürfte bei *Dytiscus* dadurch zu erklären sein, daß sie an den betreffenden Stellen notwendig gebraucht werden.

e. Die Entwicklung der Komplexdrüsen.

Schon bei Besprechung der einzelligen Hautdrüsen war erwähnt worden, daß Drüsen des Leydigschen Typ in den Larven unsers Käfers nicht vorkommen. Auch die Komplexdrüsen würde man in Larven des ersten und zweiten Stadiums vergeblich suchen. Auch in dem dritten Stadium fehlt jede Spur der Drüse während des Wasserlebens der Larve. Zu der Zeit jedoch, wenn die Larve das Wasser verläßt, um sich in die Erde zu vergraben, erfolgt die Anlage der Drüse. Ihre Entwicklung muß sehr rasch erfolgen, denn sie war auf Schnitten durch eine Larve, die vor 4 Tagen das Wasser verlassen hatte, schon vollständig ausgebildet. Die Anlage erfolgt also zu der Zeit, wenn sich die Häutung in der Larve vorbereitet.

Die Loslösung der Hypodermis von der Cuticula beginnt schon, wenn die Larve das Wasser verläßt; auf Schnitten durch eine Larve, die konserviert wurde, als sie im Begriff war, das Wasser zu verlassen, hatte sich die Hypodermis schon streckenweise von der Cuticula gelöst. Besonders auffällig war diese Erscheinung an der Tracheenmatrix einer etwas älteren Larve zu beobachten (Fig. 35), die sich zur Bildung des viel größeren Puppenstigmas (*sap*) weit von der Intima des Stigmenhalses der Larve (*sal*) zurückgezogen hatte (Fig. 35 *a*). Gegen diese frühzeitige partielle Loslösung der alten Cuticula (c^1) spricht aber keineswegs der Umstand, daß die Larve noch tagelang nach dem Ver-

lassen des Wassers zunächst umherkriecht, sich dann in die Erde einwühlt und dort den Puppenkessel baut. Die epitheliale Sehne und die ihr benachbarten Partien der Hypodermis bleiben, wie man auf Schnitten sehen kann, länger mit der alten Cuticula in Verbindung als andre Teile der Hypodermis, z. B. die Matrix der Tracheen. Da also die Muskelinsertion von der beginnenden Häutung vorläufig nicht betroffen wird, so kann sich die Larve ihrer Muskeln noch sehr wohl zu den oben erwähnten Bewegungen bedienen. Übrigens liegen Angaben in der Literatur vor, die das gleiche Verhalten der Muskeln während der Häutung bei andern Insekten beschreiben.

Die Drüsen entstehen zweifellos durch Einstülpung der Hypodermis von der Körperoberfläche aus. Diese Anschauung vertreten die meisten Autoren. DIERCKX hat die einzelnen Vorgänge, welche sich im Verlauf der Entwicklung der Pygidialdrüsen abspielen müssen, an Hand schematischer Figuren erläutert.

Den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis für diese Theorie der Bildung der Drüsen durch Einstülpung erbrachte eine Reihe von Autoren, welche die Anlage der Speicheldrüsen einiger Insekten an Embryonen verfolgten. GRASSI, BÜRGER, CARRIÈRE, GRABER und HEYMONS stimmen, wie ich BERLESE entnehme, darin überein, daß die Anlage der Drüsen als eine Einstülpung der Hypodermis erfolgt.

Bei *Dytiscus* werden die Drüsen im dritten Larvenstadium angelegt. Um die Entwicklung der Gebilde zu verfolgen, wurde eine Reihe von Larven in verschiedenen Zeitabständen von dem Augenblick, wo sie das Wasser verlassen, konserviert. Der Untersuchung stellten sich aber große Schwierigkeiten in den Weg. Der außerordentlich harte Chitinpanzer der alten Larven des dritten Stadiums bereitet beim Schneiden große Mühe; trotz aufgewandter großer Sorgfalt gelang es nicht, brauchbare, d. h. lückenlose Schnittserien herzustellen. Ein Abpräparieren des Chitins ist unmöglich, weil man dabei unfehlbar die Hypodermis verletzt. Die neue Cuticula ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschieden, so daß die Hypodermis vollständig ungeschützt unter der alten Cuticula liegt. Die Untersuchung des lückenhaften Materials konnte natürlich kein klares Bild von den Vorgängen geben. Meine Bemühungen scheiterten also an der technischen Schwierigkeit, welche das Schneiden der alten Larve bereitet.

Nur soviel konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß die Drüsen in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Wassers angelegt werden. An einer Larve, die seit 4 Tagen an Land lebte, waren dieselben schon vollkommen entwickelt. Allerdings war von der Chitin-

auskleidung des Ausleitungskanals noch nichts zu sehen, da die Abscheidung des Chitins in dieser Larve überhaupt noch nicht begonnen hatte.

Bei der Häutung der Larve und ihrem Übergang in die Puppe sind alle Drüsen vollständig angelegt. Ob sie aber zu diesem Zeitpunkt Secret absondern, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Die große Schwierigkeit, die sich dem Studium der Histologie der Drüse entgegenstellt, besteht, wie oben schon gesagt wurde, in der Härte des Chitins der alten Larven des dritten Stadiums. Es ist außerordentlich schwer, genügend dünne Schnittserien herzustellen, die eine histologische Untersuchung ermöglichen.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei der Puppe, wo man in den Drüsenzellen die verschiedensten Secretionsstadien finden kann. Natürlich gilt das, was über Bau und Lage der Komplexdrüsen des Käfers gesagt wurde, mit geringen Einschränkungen auch für die Puppe. Eine Besonderheit der Lage der Drüse in der Puppe verdient Erwähnung.

Das Abdomen der Puppe ist walzenförmig und besitzt nicht die dorsoventrale Abplattung des Käferabdomens. Ein Querschnitt durch den Hinterleib der Puppe zeigt eine elliptische, fast kreisförmige Begrenzungslinie. Die Gelenkhaut zwischen den Tergiten und den Pleuren ist bei der Puppe also nicht zur Bildung der Längsfalte am Außenrande des Abdomens eingesenkt, sondern sie macht den am stärksten gekrümmten Teil der Ellipse aus. Mithin liegt auch die Mündung des sekundären Drüsenkanals frei auf der Körperoberfläche, ist also nicht wie bei der Imago in jene tiefe Rinne der Rückendecke versenkt.

Diese Verhältnisse sollen die beiden Querschnitte Fig. 35 *a* und *b* erläutern. Die Schnitte sind durch eine Larve geführt, die vor der Häutung in die Puppe steht. Die alte Larvencuticula (c^1) ist schon losgelöst, die alte Tracheenintima (*tri*) liegt noch in dem neugebildeten Puppenstigma und läßt die Gestalt des alten geschlossenen Stigmenhalses der Larve (*sal*) erkennen. Der Stigmenhals ist schräg abgeschnitten. Sein Ende ist in Fig. 35 *b* zu sehen. Dieser Schnitt ist etwas weiter caudalwärts geführt, als der in Fig. 35 *a* gegebene. Man erkennt, daß die Drüse hinter dem Puppenstigma, aber in gleicher Höhe wie dieses, auf der stark gekrümmten Rückendecke des Abdomens liegt. Auf diesen Punkt wird weiter unten in einem andern Zusammenhang noch einmal eingegangen werden.

f. Die Funktion der Komplexdrüsen.

Von den segmental angeordneten Komplexdrüsen sind die im Prothorax gelegenen von Blunck eingehend auf ihre physiologische Bedeutung untersucht worden. Aus einer Mitteilung im zoologischen Anzeiger geht hervor, daß Blunck in diesen Drüsen ein Verteidigungsmittel des Käfers gegen seine größeren Feinde erblickt.

Für die übrigen Komplexdrüsen ist diese Deutung nicht angängig. Ein Versuch, die Bedeutung dieser Drüsen aus der Natur des Secretes zu erschließen, scheiterte an der Unmöglichkeit, größere Mengen des Secrets zu erhalten. Nur soviel scheint klar zu sein, daß das Secret fettartigen Charakter besitzt. Man ist also gezwungen, aus der Lage und Anordnung der Drüse im Körper und ihren Beziehungen zu andern Organen Schlüsse auf ihre eventuelle Funktion zu ziehen. Ein derartiges Verfahren besitzt naturgemäß spekulativen Charakter, weshalb ich das Folgende nur unter Vorbehalt äußere.

Innige Beziehungen scheinen zwischen den Stigmen und den Drüsen zu bestehen. Die Lageverhältnisse von Drüse und Stigma des ersten Abdominalsegmentes (Fig. 32) lassen vermuten, daß das Secret eine fettartige Substanz sein dürfte, welches den Reusenapparat des Stigmas imprägniert, um das Eindringen von Wasser in die Tracheen zu vermeiden.

Haben die Komplexdrüsen wirklich diese Funktion, so ist ihre Lage in den übrigen Abdominalsegmenten unpraktisch, weil das Secret die Haare viel besser benetzen könnte, wenn die Drüsen an dem nach innen gewandten, höher gelegenen Rande des Stigmas mündeten. Auch die Lage der Drüse im Mesothorax unter dem Stigma wäre unter diesen Umständen sehr ungünstig, weil das Secret so niemals an die Haare des schornsteinartig in den Gelenkraum zwischen Pro- und Mesothorax hervorragenden Stigmas gelangen kann. Ferner ist unter dieser Voraussetzung das Fehlen der Drüsen im achten Abdominalsegment ganz unerklärlich, weil diese Stigmen genau so gebaut sind, wie die übrigen abdominalen Stigmen und einer Einfettung ihres Reusenapparates ebenso wie die andern bedürfen würden. Die oben gemachte Annahme über die Funktion der Drüse muß also falsch sein; schließlich ist ja auch eine Einfettung der Stigmenhaare als Schutz gegen das Eindringen von Wasser in die Tracheen bei den abdominalen Stigmen ganz unnötig, weil sie sich in die Atemhöhle, in die lufterfüllte Kammer zwischen Elytren und Rückendecke des Käfers, öffnen, also mit Wasser nie in Berührung kommen.

Fällt somit die Ansicht, daß eine direkte Beziehung zwischen Drüsen und Stigmen besteht, so bleibt immer noch eine Beziehung zwischen Drüsen und Atmung, und somit indirekt zu den Stigmen als möglich bestehend.

Bekanntlich benutzt der Käfer in Anpassung an sein Wasserleben den Raum zwischen Elytren und Rückendecke des Abdomens als Atemhöhle, in der er Luft speichert, die ihm einen längeren Aufenthalt unter Wasser ermöglicht. Der Luftwechsel geschieht zwischen dem hinteren Rande der Elytren und der Rückendecke des letzten sichtbaren Abdominalsegmentes hindurch.

Nun hat schon Dierckx in seiner interessanten und eingehenden Untersuchung der Funktion der Pygidialdrüsen erklärt: »La glande pygidienne est destinée à faciliter la fonction respiratoire«. Und zwar sondern nach Dierckx die Pygidialdrüsen ein Fett ab, welches in einer dünnen Lage die Elytren, besonders die Ränder der Elytren überzieht und das Eindringen des Wassers zwischen den Pleuren und den Epipleuren der Elytren hindurch unmöglich macht. Sogar die weichen Flügel, die Innenseite der Elytren, sowie die Rückendecke des Abdomens benetzen sich nur schwer, weil sie von einer dünnen Fettschicht überzogen sind. Das Secret der Pygidialdrüsen wird auf folgende Weise von seiner Austrittstelle am Analende aus über den ganzen Hinterleib verbreitet: Der Käfer verreibt nach der Beobachtung von Dierckx das Secret mit seinen Schwimmfüßen über den ganzen Hinterleib, indem die starren Haare des Tarsus dabei wie Bürsten wirken.

Die Verbreitung des Secrets über die vorderen Segmente des Abdomens ist so aber nicht gut denkbar. Vor allem entstehen Schwierigkeiten, wenn man sich klar machen will, wie das Secret in die Atemhöhle hineingelangt und dort die Wände überzieht, wenn man mit Dierckx die Pygidialdrüsen als seine einzige Quelle ansieht.

Diese Schwierigkeiten fallen weg, wenn man annimmt, daß jenes Secret, welches die Innenseite der Wandung der Atemhöhle überzieht und die Abdichtung zwischen Pleuren und Epipleuren bewirkt, aus den segmental angeordneten Komplexdrüsen der Abdominalsegmente 1—7 stammt.

Bei starken Atembewegungen muß das Secret infolge der gegebenen Lage der Drüsen zwischen Pleuren und Epipleuren gelangen. Bei dem bekannten Bestreben der Fette, sich auf ihrer Unterlage auszubreiten, ist es weiterhin sehr wohl verständlich, daß die Wandung der Atemhöhle und die weichen Flügel von einer dünnen Fettschicht

überzogen sind, da 14 ansehnliche Drüsen ständig ihr Secret in diesen Raum hinein absondern. Höchst wahrscheinlich unterstützen die segmental angeordneten Komplexdrüsen die Pygidialdrüsen in ihrer Funktion. Das Secret der Pygidialdrüsen wird vornehmlich zur Einfettung des hinteren Abschnittes des Abdomens dienen. Infolgedessen sind in den letzten Segmenten die pseudoacinösen Drüsen überflüssig. Tatsächlich finden wir sie nur in den sieben ersten Segmenten, während sie in dem achten und den folgenden fehlen.

Die Funktion der im Mesothorax gelegenen Drüse müßte man sich dann so vorstellen, daß ihr Secret die Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax und besonders die Kanten der harten Skelettringe der beiden Thoraxsegmente einfettet. Dadurch würde ein fester Schluß des Prothorax gegen den Mesothorax bewirkt, und das erste thoracale Stigma käme so ebenfalls wie die abdominalen Stigmen in einen Raum zu liegen, der gegen das Eindringen von Wasser allseitig gut abgedichtet wäre. Dieser feste, luftdichte Abschluß der Gelenkhöhle zwischen Pro- und Mesothorax kann dauernd erhalten bleiben, weil dieses Stigma im Wasser nicht funktioniert, sondern nur beim Fliegen in Tätigkeit tritt.

Gegen diesen Erklärungsversuch spricht aber anscheinend das Fehlen der Drüse im Metathorax. Man kann diesen Einwand leicht durch folgende Erwägung abschwächen. Das zweite thoracale Stigma, das zwischen Meso- und Metathorax liegt, ist durch seinen besonderen Bau gegen das Eindringen des Wassers besser geschützt, als die übrigen Stigmen. Es vermag seine Öffnung mit den weichhäutigen lippenförmigen Stigmenrändern fest zu verschließen. Dieses Stigma braucht also nicht in eine gut abgedichtete Luftkammer eingeschlossen zu werden. Eine Drüse, die ihr Secret in die Gelenkfalte zwischen Meso- und Metathorax ergießen würde, wäre also überflüssig, Auch dieses Stigma funktioniert nur beim Flug und ist im Wasser fest geschlossen.

Nun könnte man gegen diese Ausführungen einwenden, daß die Drüsen schon zu einer Zeit angelegt werden und funktionsfähig sind, wo die Elytren noch kurze häutige Säckchen bilden, wo also die Atemhöhle überhaupt noch nicht besteht und die Puppe noch in der Erde vergraben lebt, also mit Wasser gar nicht in Berührung kommt. Diesem Umstand ist wohl kaum besondere Bedeutung beizumessen. Es werden ja, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, alle Drüsen des Leydigschen Typ bei der Häutung der Larve in die Puppe angelegt. Die frühe Bildung der pseudoacinösen Drüsen erklärt sich nun sehr einfach

dadurch, daß ihre Herausdifferenzierung aus der Hypodermis zu jener Zeit erfolgen muß, wo eben am ganzen Körper die tiefgreifenden Veränderungen, die Herausbildung des Käferkörpers aus der Larve, stattfinden.

Fällt nun auch der eigentliche Zweck des Secrets der Komplexdrüsen, eine Abdichtung der Atemhöhle zu bewirken, bei der Puppe weg, so bleibt immer noch die primäre Funktion der Drüse, nämlich die Einfettung der Körperdecke, bestehen. Die Komplexdrüsen würden also gemeinsam mit den Hautdrüsen einen fettigen Überzug der Körperoberfläche liefern. Die weiter oben beschriebene Lage der Mündung in der stark gekrümmten dorsalen Seite des walzenförmigen Abdomens der Puppe begünstigt die Verbreitung des Secrets über einen großen Bezirk der Körperoberfläche. Da die Puppe nur eine relativ dünne Cuticula besitzt, so ist ein solcher Fettüberzug der Puppe von großem Vorteil, da er sie gegen die schädigenden Einflüsse der Bodenfeuchtigkeit schützt. Daß die Drüse in erster Linie in inniger Beziehung zum Wasserleben von *Dytiscus* steht, geht auch schon daraus hervor, daß derartige Bildungen bei Landkäfern nicht beschrieben sind.

Ich fasse daher meine Meinung von der Bedeutung der Drüsen dahin zusammen, daß sie in Anpassung an das Wasserleben erworbene Organe sind, deren Funktion mit jener der Pygidialdrüsen übereinstimmt; sie ermöglichen durch die abdichtende Wirkung ihres Secrets einen guten Verschluß der Atemhöhle und befähigen somit den Käfer zu längerem Aufenthalt unter Wasser.

C. Zusammenfassung.

1) Die Körperdecke von *Dytiscus marginalis* setzt sich zusammen aus der Cuticula und der Hypodermis mit ihrer Basalmembran. Die Hypodermis ist eine einschichtige Zellage, die beim jungen Käfer ansehnliche Höhe besitzt; beim alten Käfer wird sie stark reduziert. Sie bildet das Chitin teils durch Abscheidung, teils wohl durch direkte Umwandlung des Zellplasmas.

2) Die Cuticula der Larve und Puppe hat annähernd übereinstimmenden Bau; sie besteht aus einer Außenlage mit Grenzhäutchen und einer Hauptlage, die beide aus einer großen Zahl von Lamellen zusammengesetzt sind.

3) An der Cuticula der Imago kann man zwei Schichten unterscheiden, das Epiderma mit dem Grenzhäutchen und das Derma; das letztere umfaßt viele Lamellen, Balkenlagen, die ihrerseits aus zahlreichen, gleichgerichteten, in einer Ebene verlaufenden Chitin-

balken oder Bändern bestehen. Das Aufsichtsbild der harten Teile der Körperdecke, besonders des Pronotums und der Elytren zeigt komplizierte Strukturen.

4) Die Insertion des Muskeln an der Körperdecke ist eine »indirekte«; sie erfolgt mit Hilfe einer epithelialen »Sehne« (modifizierte Zellen der Hypodermis).

5) Die einzelligen Hautdrüsen sind modifizierte Epidermiselemente. Ihre Anlage erfolgt bei der Häutung der Larve in die Puppe. Sie sind vornehmlich Firnis- oder Schmierdrüsen.

6) Die bei *Dytiscus* vorkommenden zusammengesetzten Drüsenbildungen lassen sich in eine Reihe einordnen, welche die Entwicklung der kompliziertesten Drüsenorgane aus den einfachsten Elementen, den einzelligen Hautdrüsen, darstellt.

7) Durch Vereinigung einzelliger Hautdrüsen zu Bündeln entstehen die Drüsenpakete, deren secretorische Elemente specifische Modifikationen des feineren Baues der typischen Hautdrüse erfahren können.

8) Im Typ 1 der Drüsenpakete ist die Vereinigung der Drüsen nur eine lose; ihre Mündungen sind über einen großen Bezirk verteilt. Sie treten am Geschlechtsapparat auf.

9) Die Zellen des Typ 2 bilden ein festumschlossenes Paket. Die Chitinröhrchen vereinigen sich zu einem Bündel und durchsetzen die Körperwand gemeinsam in einem Cribellum. Diese Pakete sind auf die Kauwerkzeuge beschränkt.

10) Die Vereinigung der Elemente ist im Typ 3 wieder nur eine lockere. Im feineren Bau der Zellen besonders ihrer Binnenblase unterscheiden sie sich voneinander und von den gewöhnlichen Hautdrüsen. Die beiden Drüsenformen, welche das an dem Scheidenrohr gelegene Paket zusammen bilden, sind die schlauchförmigen und die keuligen Drüsen.

Alle drei Formen von Drüsenpaketen sind vorwiegend Schmierdrüsen.

11) Der Erwerb eines sekundären Ausleitungskanals, einer Einstülpung der Körperdecke, ermöglicht die Weiterentwicklung der Drüsen über die Pakete hinaus zu den Komplexdrüsen. Daneben tragen Veränderungen des feineren Baues der Zelle zur Vervollkommnung der Drüsen bei.

Die Komplexdrüsen zeigen drei Formen: die Schreckdrüsen, die pseudoacinösen Drüsen und die Pygidialdrüsen.

12) Der sekundäre Ausleitungskanal der Schreckdrüsen ist eine

Blase. Der secretorische Abschnitt besteht aus Drüsenpaketen des zweiten Typ. Die Wandung der Binnenblase der Zellen ist in Anpassung an die gesteigerte Tätigkeit der Drüsen stark verdickt.

13) In den pseudoacinösen Drüsen bildet der Kanal ein Rohr mit zahlreichen Verzweigungen. Die Drüsenzellen sind zu Pseudoacini, Säckchen, vereinigt, in deren Innerem die ausleitenden Chitinröhrchen zu Bündeln zusammengefügt verlaufen. Jeder Zweig des sekundären Kanals nimmt das Bündel eines Drüsensackes auf.

14) Die Pygidialdrüsen zeigen die höchste Entwicklung. Der sekundäre Kanal besteht aus einem weiten Rohr, welches durch eine blindsackartige Erweiterung einen Sammelbehälter für das Secret bildet, und einem Sammelkanal. Die secretorischen Elemente bilden die Wandung des langen Drüsenschlauches, in dessen Innerem der Sammelkanal verläuft. Der secretorische Abschnitt ist aus zwei Drüsenformen zusammengesetzt. In der Binnenblase der Zellen der inneren Schicht der Wandung des Schlauches endet das Chitinröhrchen mit einer kugeligen Ampulle; die Wandung der Binnenblase ist eine dünne Membran. Bei den Drüsen der äußeren Schicht verzweigt sich das Röhrchen in mehrere kurze Ästchen. Die Sammelblase folgt diesen Verzweigungen mit lappenförmigen Vorwölbungen. Die Wandung der Binnenblase dieser Zellen ist eine deutlich zweiseitig konturierte Membran.

15) Die Schreckdrüsen sind ein Verteidigungsmittel des Käfers gegen seine größeren Feinde. Das Secret der pseudoacinösen und Pygidialdrüsen wird zur Abdichtung der Atemkammer unter den Elytren bzw. der Gelenkfalte zwischen Pro- und Mesothorax benutzt. Die Drüsen stehen im Dienste der Atmung; sie sind sekundäre, infolge des Wasserlebens des Käfers erworbene Organe.

16) *Dytiscus marginalis* ist meines Wissens der einzige bisher beschriebene Coleopter, der eine derartig ausgesprochen segmentale Anordnung seiner Drüsen als Imago aufweist. Es liegen je ein Paar im Prothorax, Mesothorax, Abdominalsegment 1—7 und Analsegment.

17) Die Drüsenzellen besitzen einen bläschenförmigen Kern und anscheinend wabig netzförmig strukturiertes Plasma. Der Secretausleitung dient ein dünnes Chitinrohr, das nach dem Verlassen der Zelle von seiner kernhaltigen Matrix umhüllt wird. Sein blindgeschlossenes Ende steckt in der Binnenblase. Die Wandung derselben ist eine solide Membran (alloplasmatisches Organ) mit feinen Durchbohrungen, durch die dünne Plasmafäden von der Zelle aus in den Hohlraum der Blase treten, um zum Chitinröhrchen zu ziehen.

18) Eine Secretionsperiode der Drüsen wird durch die Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus eingeleitet. Das Secret entsteht im Plasma, häuft sich um die Binnenblase herum an und wandert entlang den feinen Plasmafäden durch die Durchbohrungen der Membran in die Binnenblase, von wo es auf osmotischem Wege durch die Wandung des Chitinröhrchens austritt. Während einer Secretionsperiode wird die Zelle erschöpft, das Chromatin ihres Kernes aufgebraucht. Eine neue Secretionsperiode wird wieder durch Vermehrung des Chromatins eingeleitet. Die Drüsenzelle hat eine eben so lange Lebensdauer wie der Käfer; sie macht viele Secretionsperioden nacheinander durch.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu dieser Arbeit und das stete, gütige Interesse, das er mir bei ihrer Ausführung entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch den Herren Prof. Dr. Tönniges, Dr. Harms und Dr. Blunck bin ich für ihre freundliche Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Marburg, März 1913.

Literaturverzeichnis.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Gli Insetti. Volume primo. Milano 1909.

W. Biedermann, Geformte Secrete. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. II. 1903.

H. Blunck, Zur Kenntnis der Natur und Herkunft des »milchigen Secrets« am Prothorax des Dytiscus marginalis. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.

— Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

— Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Teil. Die Begattung. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. CII. 1912.

L. Bordas, Etude des glandes défensives de quelques Coléoptères. C. R. Ac. Sc. Paris. T. CXXVI. 1898.

— Glandes céphaliques des Chenilles de Lépidoptères. Ann. d. sciences natur. 9. Sér. Zool. Bd. X. 1909.

O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.

C. Claus, Über die Seitendrüsen der Larven von Chrysomela populi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1861.

F. Dahl, Die Fußdrüsen der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.

C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

FR. DIERCKX, Etude comparée des Glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. La Cellule. T. XVI. 1899.

L. DUFOUR, Recherches anatomiques sur les Carabides et sur plusieurs autres Insects coléoptères. Ann. des sciences natur. T. VIII. 1826.

M. ELMASSIAN, Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tiques. Arch. Zool. Exper. (5). T. V. 1910.

H. EUSCHER, Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis. Inaug. Diss. Marburg 1910.

E. FAURÉ-FREMIER, Etude des glandes labiales des Hydrocorises. Ann. des sciences natur. 9. sér. Zool. Bd. XII. 1910.

J. GEORGÉVITCH, Die Segmentaldrüsen von Ocypus. Zool. Anz. Bd. XXI. Bd. 1898.

P. GIACOZA, Su di una curiosa secrezione della Agelastica alni. R. Accad. Med. Torino. Ann. 53. 1890. — Auch Arch. ital. Biol. T. XV. 1891.

G. GILSON, Les glandes odorifères du Blaps mortisaga. La Cellule. T. V. 1889.

J. GULDE, Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera-Heteroptera. Bericht der SENCKENB. Naturf. Ges. in Frankfurt a. M. 1902.

F. HENNEGUY, Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. Compt. rend. del'association des anatom. 8. Réun. 1906.

M. HENSEVAL, Les glandes de GILSON. Etude comparée. La Cellule. T. XI. 1895.

R. HOCHREUTHER, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis, ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

C. HOFFBAUER, Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. 1892.

N. HOLMGREN, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten. Anat. Ant. Bd. XX. 1902.

— Über die Muskelinsertion an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

H. HUXLEY, Der Krebs. Internat. wiss. Bibl. Brockhaus. 1880.

C. JANET, Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Observations diverses sur les Fourmis. Paris 1898.

S. KAPZOV, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

A. KÖLLICKER, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebslehre. Verh. der physikal.-mediz. Gesell. Würzburg. I. Reihe. Bd. VIII. 1858.

E. KORSCHELT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Jena 1889.

E. KRÜGER, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

F. LEYDIG, Zur Anatomie der Insekten. MÜLLERS Arch. 1859.

— Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

— Intra- und intercelluläre Gänge. Biolog. Centralbl. Bd. X. 1890.

A. G. MAYER, The development of the wing-scales and their pigment in Butterflies und Moths. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXIX. 1896.

S. MAZIARSKI, Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacées. Bull. internat. de l'acad. d. scienc. de Cracovie. Class. d. sciences math. et nat. 1903. T. XIV.

H. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch. 1846.

Fr. Merkel, Epithelium. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVIII. 1908.

M. Nussbaum, Über Bau und Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.

W. Plotnikow, Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

W. Riley, Muscle attachment in Insects. Ann. of. the entomol. soc. of America. Vol. I. 1908.

P. Schulze, Über Verson-Drüsen bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

E. Snethlage, Über die Frage von Muskelansatz und der Herkunft der Muskeln bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog. Bd. XXI. 1905.

R. Stamm, Über die Muskelinsertion an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

B. Suckatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.

K. Sulc, Zur Anatomie der Cocciden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXIX. 1910.

— Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelett bei Insekten. Schr. Nat. Ges. Dorpat. Bd. XX. 1911. (Russisch, Deutsche Zusammenfassung).

T. Tullberg, Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers u. der Moluskenschale. Schwed. Akad. d. Wiss. 1881. Bd. XIX.

E. Verson, Beitrag zur näheren Kenntnis der Häutung und Häutungsdrüsen bei Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.

P. Vignon, Recherches sur les épitheliums. Arch. de Zool.exp. et général. (3). Vol. IX. 1901.

E. Wasmann, Zur näheren Kenntnis der echten Gastverhältnisse bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903.

W. Wege, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus. Zool. Jahrb. Bd. XXX. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. 1911.

C. Wesenberg-Lund, Biologische Studien über die Dytisciden. Internat. Revue ges. Hydrobiologie u. Hydrogeographie. Biol. Suppl., V. Ser. 1912.

Erklärung der Abkürzungen.

a, Außenlage;
ad, Adern;
adr, pseudoacinöse Drüse;
ap, Ampulle;
as, Analplatte;
b, Basalmembran;
ba, Chitinbalken;
bk, Bindegewebskern;
bl, Blindsack;
c, Cuticula;
c^1, alte Cuticula;
c^2, junge Cuticula;
ch, Chromatin;
cmu, circulär verlaufendes Muskelbündel;
cr, Cribellum;

d, Drüsen;
dc, Drüsenkanal;
dcz, Zweig des Chitinröhrchens;
dk, Drüsenkern;
dp, Drüsenpaket;
dr, Drüsenhaufen;
dz, Drüsenzelle;
D, Derma;
Dd, Dünndarm;
Dr, Komplexdrüse;
Drs, Drüsensack;
Drsch, Drüsenschlauch;
Ep, Epiderma;
f, Muskelfibrille;
ft, Fettkörper;
g, Grenzhäutchen;
gh, Gelenkhaut;
gs. großer Spaltraum;
H, Hypodermis;
h, Hauptlage;
ha, Härchen;
hf, Hautfalte;
hk, Balkenschicht;
hp, Innenlage;
hzk, Hypodermiszellkern;
i, Intima;
k, Kern;
k^1, Kern der Matrix der Chitinröhrchen;
kma, Kern der Matrix;
kl, kolbenförmige Sinnesorgane;
km, Kernmembran;
krp, Körperdecke;
lmu, Längsmuskeln;
M, isotrope Scheibe;
Mt, Mesothorax;
m, Mittellage;
ma, Matrix;
mb, Wandung der Binnenblase;
mbp, Durchbohrungen der Wandung der Binnenblase;
mp, Membrana propria;
mu, Muskel;
muk, Muskelkern;
mup, Muskelplasma;
n, Nucleolus;
no, Notum;
nor, Notumrand;
p, Porenkanal;
p^1, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens;
pl, Pleuren;
ps, Plasma;
Pt, Prothorax;
Py, Pygidialdrüsen;
Q, anisotrope Scheibe;
ra, Rectalampulle;
re, Rectum;
rf, Randfalte der Rückendecke;
rs, Secretbehälter;
s, Spaltraum;
sa, Stigma;
sah, Stigmenhof;
sal, Stigmenhals der Larve;
sap, Puppenstigma;
sc, sekundärer Drüsenkanal;
scp, Plasma des sekundären Drüsenkanals;
sdr, Schreckdrüse;
sg, Segmentgrenze;
sl, Sarcolem;
sp, Strahlung im Zellplasma;
ssp, Seitenspangen des Geschlechtsapparates;
st, Plasmastränge in der Binnenblase;
sz, Zweige des sekundären Drüsenkanals;
t, Tonofibrillen;
tg, Tergit;
tr, Trachee;
tri, alte Tracheenintima;
ts, Secrettropfen;
ur, Genitalklappen;
v, Chitinpfeiler zwischen oberer und unterer Cuticula;
vs, Binnenblase;
vsc, Binnenblase mit centraler Ampulle;
vsz, Binnenblase mit verzweigtem Chitinröhrchen;
w, wabenartige Struktur der Emailleschicht;
z, Chitinzapfen;
Y, isotrope Scheibe;
zg, Zellgrenze;
zk, Z-Körnchen.

Histologische und vergleichend anatomische Untersuchungen an Cephalopoden.

Von

Fritz Richard Tippmar
aus Glauchau.

(Aus dem zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 39 Figuren im Text und Tafel XV und XVI.

Inhalt.

Für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen sowie für die Überlassung des kostbaren Materials bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Carl Chun, der meine Arbeit auch jederzeit durch seinen fachmännischen Rat unterstützte, zu großem Danke verpflichtet.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Abschnitte, in einen histologischen und einen vergleichend anatomischen. In dem ersteren behandle ich den Mantel der Cephalopoden in bezug auf die Anordnung seiner Muskulatur und berichte über Besonderheiten, welche mir bei der histologischen Untersuchung der verschiedenen Formen aufgefallen sind, woran sich eine Schilderung zweier bisher nicht bekannter Leuchtorgane knüpft. Der zweite Abschnitt zerfällt seinerseits in zwei Teile, einen über die Körpermuskulatur, der sich im wesentlichen auf die Arbeiten von Chun (1910), Appellöf (1898) und Brock (1882, 1880) stützt, und eine Untersuchung über die postembryonale Entwicklung von *Calliteuthis reversa*.

Das Material stammt aus der Ausbeute der Deutschen Tiefsee-expedition (1898—99), der Michael-Sars-Expedition (1910) und aus dem zoologischen Museum der Universität Leipzig; ein Stück (*Alloposus mollis*) erhielt ich vom ozeanographischen Museum in Monaco.

In den Bereich meiner Untersuchungen habe ich folgende Arten hereinbezogen:

I. Oegopsiden:

Abraliopsis Morisii
Pterygioteuthis Giardi
Calliteuthis reversa
Stenoteuthis Bartramii
Todaropsis Veranyi
Brachioteuthis Riisei
Mastigoteuthis Hyorti
Chiroteuthis imperator
Doratopsis sagitta
Desmoteuthis

II. Myopsiden:

Sepietta minor
Rossia macrosoma
Heteroteuthis dispar
Sepia offizinalis
Sepia elegans
Loligo marmorae.

III. Octopoden:

Argonauta argo
Tremoctopus violaceus
Tremoctopus atlanticus
Alloposus mollis
Octopus vulgaris
Eledone moschata.

Zur Orientierung verwende ich die sogenannte physiologische.

I. Abschnitt: Histologisches über den Mantel der Cephalopoden.

1. Vorbemerkungen.

Die Körpergestalt der Cephalopoden wird im wesentlichen durch den Mantel bedingt, der zuweilen eine kolossale Größe im Verhältnis zum Kopf erlangt, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht auch das umgekehrte Verhältnis Platz griffe.

Die Hauptmasse des Mantels besteht aus mehr oder weniger kräftig entwickelter Muskulatur, wobei zu bemerken ist, daß sich die einzelnen Muskelfasern zu Muskelschichten zusammenlegen, im Gegensatz zu der eigentlichen Körpermuskulatur, wo sie einzelne Stränge und Stämme bilden, deren im zweiten Teile gedacht werden soll.

Um die Anordnung der Muskelfasern im Mantel näher kennen zu lernen, wurden eine ziemlich große Zahl verschiedener Species untersucht, und es hat sich dabei herausgestellt, daß sie im Prinzip bei allen Formen die gleiche ist; größere Abweichungen findet man nur bei den gallertigen Formen.

Man kann im Mantel vier nach ihrem Verlauf verschieden charakterisierbare Muskelgruppen unterscheiden: eine Ringmuskulatur, die den Hauptanteil an seinem Aufbau nimmt, eine Längsmuskulatur, die ganz verschieden stark entwickelt sein kann, eine Radiär- und eine Hautmuskulatur.

Als erste haben LEBERT und ROBIN (1846) die Muskelfasern der Cephalopoden einer näheren Untersuchung unterzogen. Während sie noch die einzelnen Fasern als Fasern von gleichmäßigem Aussehen beschreiben, erkannte sie dann H. MÜLLER (1853) als deutliche einfache Faserzellen mit einem Kern. Später haben sich eine ganze Reihe von Forschern damit beschäftigt, wobei sich lange Zeit zwei Meinungen gegenüber standen, nämlich, ob man es bei den Cephalopoden mit glatten oder mit quer gestreiften Muskelfasern zu tun habe. Nach den Untersuchungen von ENGELMANN (1887), BALLOWITZ (1892) und MARCEAU (1907) ist klargelegt worden, daß keine dieser Bezeichnungen berechtigt ist, sondern, daß man sie als doppelt schräg gestreifte anzusprechen hat.

Jede Muskelfaser stellt sich sonach als eine spindelförmig lang ausgezogene Zelle dar und zeigt schon bei geringer Vergrößerung eine äußere Rindenschicht, die sich deutlich gegen einen von körnigem Protoplasma erfüllten Hohlraum abhebt. In der Mitte liegt der länglich-ovale Kern, der oft eine ansehnliche Größe erlangen kann. Die

Rindensubstanz ist contractil und besteht aus Fibrillen, die schraubenförmig die protoplasmatische Achse umschließen. An den breitesten Teilen bestehen sie nach MARCEAUS Untersuchungen (1907) ihrerseits wieder aus zwei fast verschmolzenen Fibrillen, an den Enden hingegen nur aus einer einzigen.

Die Zusammensetzung der Rinde verrät sich auf Querschnitten oft dadurch, daß man diese nicht als homogenen, sondern vielfach unterbrochenen Ring erkennt. Schon R. WAGENER (1863) sah an mit Essigsäure behandelten trockenen Cephalopodenmuskeln radiäre Linien der Rinde; BALLOWITZ (1892) bildet Querschnitte nach Goldpräparaten ab, bei denen an jeder einzelnen Faser diese Radiärstreifung zu erkennen ist. Auf einzelnen, nicht auf allen Querschnitten habe ich ebenfalls eine Auflösung der Rinde in kleine Partien bemerkt, diese glich indessen nicht einer Radiärstreifung, sondern ich erhielt Bilder ähnlich einer Perlenkette (Textfig. 1). Vielleicht ist dies aber auf Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen.



Textfig. 1.
Chiroteuthis imperator: Querschnitte von Ringmuskelfasern mit Perlschnurstruktur. Vergr. 700.

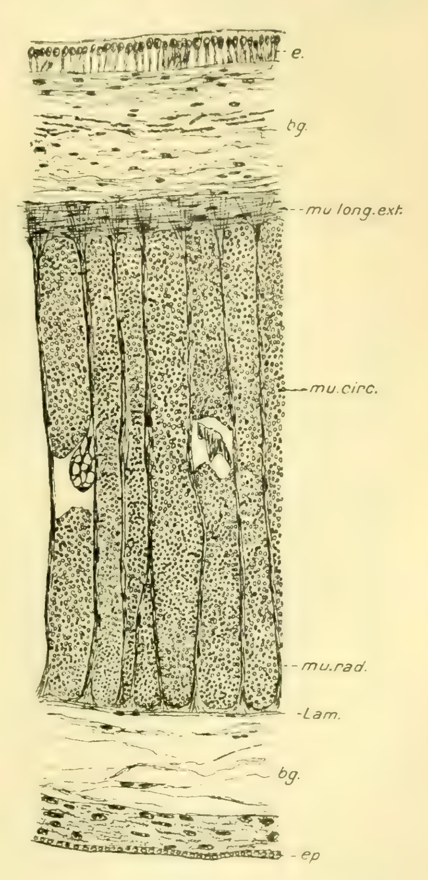
Die Dicke der Rinde, die an ein und derselben Faser auf dem gleichen Querschnitt im ganzen Umfang dieselbe ist, kann bei den verschiedenen Formen im Verhältnis zum Durchmesser der protoplasmatischen Achse sehr verschieden sein. Man findet im allgemeinen, daß bei den Formen mit derber Muskulatur, wie z. B. bei *Rossia macrosoma* und *Sepia officinalis* die Rinde sehr dick und das Lumen sehr klein ist, während bei Formen mit schlaffer Muskulatur (*Chiroteuthis*) das umgekehrte Verhältnis Platz greift.

Quergestreifte Muskelfasern haben sich nach H. MÜLLER (1853) in den Kiemenherzen und nach GUÉRIN (1908) in den transversalen Muskeln der Decapodenfangarme nachweisen lassen, im Mantel nicht. Nach einer Untersuchung von LAFITTE-DUPONT (1901), die mir leider nicht zugänglich war, kommen im Mantel von *Sepia officinalis* außer den gewöhnlichen Muskelfasern drei andre Arten von Fasern vor. »Die einen sind bandförmig «contournées sur elles-mêmes» und tragen am einen Ende eine birnförmige, zweischichtige Anschwellung, die häufig auch den Kern enthält. Die andern laufen am einen Ende spitz zu und zeigen in ihrem verbreiterten Teil eine wahrscheinlich spiralige Querstreifung. Endlich kommen selten mehrere Zentimeter lange, quergestreifte Fasern vor; in ihnen wechseln kurze, breite, dunkle Streifen mit langen dünnen hellen in regelmäßigen Abständen ab« (Zoolog. Jahresber. 1901).

2. Die Anordnung der Muskelfasern im Mantel.

Ein typisches Bild für die Anordnung der Hauptmantelmuskulatur gibt ein Längsschnitt durch den Mantel von *Rossia macrosoma* (Textfig. 2).

Den Hauptanteil beansprucht die Ringmuskulatur (*mu.circ.*). Die einzelnen Fasern verstreichen hier parallel dem Mantelrande und lassen nur bei einigen Formen mit großem Schalensack den Rücken frei. Sie liegen meist in größere Bündel vereinigt und sind sehr flach gewellt. Oft lassen sie auf Querschnittsbildern große Lücken zwischen sich, doch ist es wahrscheinlich, daß diese nur durch Schrumpfung der Muskelfasern entstehen. Die Angabe von LEBERT und ROBIN (1846), daß die Bündel »durch eine körnichte Interzellularsubstanz« voneinander getrennt seien, »welche in viel größerer Menge als die Muskelsubstanz selbst existiert«, habe ich nicht bestätigt gefunden, sondern die Muskelfasern liegen im allgemeinen sehr dicht beieinander.



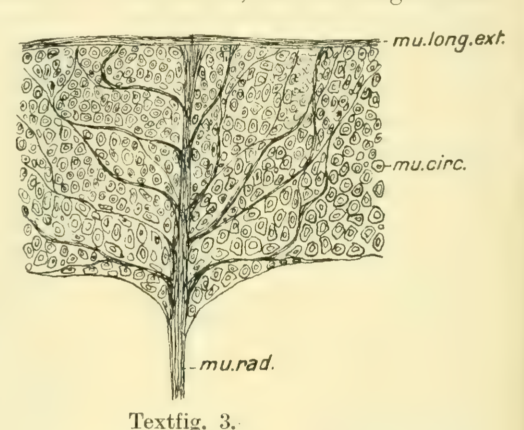
Textfig. 2.

Rossia macrosoma: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

Nach außen zu liegt der Ringmuskulatur eine Schicht von Muskelfasern auf, die in der Längsrichtung verstreichen (*mu.long.ext.*). Sie erreicht bei weitem nicht die Stärke der Ringmuskulatur, kann aber bei einzelnen Formen bedeutender entwickelt sein als bei andern. So erlangt sie z. B. bei *Todaropsis Veranyi* am Mantelrande eine große Mächtigkeit, bedeutend größer als z. B. bei *Rossia macrosoma*, sie keilt aber hier in geringer Entfernung davon allmählich aus, so daß nur ein schmaler Ring von Längsmuskeln den Mantelrand umgibt, der übrige Teil aber davon frei ist. Bei *Rossia* hingegen zieht sich die Längsmuskulatur als dünne

Lage durch den ganzen Mantel hindurch und ist nur in nächster Nähe seines Randes etwas verdickt. Vielfach ist nicht nur eine äußere (*mu.long.ext.*), sondern auch eine innere (*mu.long.int.*) Längsmuskulatur vorhanden. Bei *Argonauta argo* ist letztere sogar stärker entwickelt als erstere. Hier findet man auch, daß am Mantelrande beide Lagen ineinander übergehen, während sie meist kurz bevor sie ihn erreichen aufhören (Fig. 9).

Appellöf (1898) fand, daß besonders bei den Sepioladen die Längsmuskelbündel gut entwickelt und über den ganzen Körper verbreitet sind. An meinen Präparaten von *Sepietta minor* habe ich dieses Verhalten bestätigt gefunden, wobei zu bemerken ist, daß die Längsmuskeln (*mu.long.ext.*) ihre größte Dicke gegenüber der Ansatzstelle des Musculus adductor pallii medianus erreichen. Die bei weitem stärkste Entwicklung dieser Fasern haben aber die Octopoden aufzuweisen, wie Schnitte von *Argonauta* (Textfig. 9), *Octopus* (Textfig. 32), *Tremoctopus* und *Eledone* zeigen. Von *Nautilus pompilius* berichtet Owen (1832), daß am dünnen hinteren Teile des Mantels die Fasern hauptsächlich in longitudinaler Richtung angeordnet sind, während er zum Verschließen seiner vorderen Öffnung eine dünne Schicht von Transversalfasern besitzt.

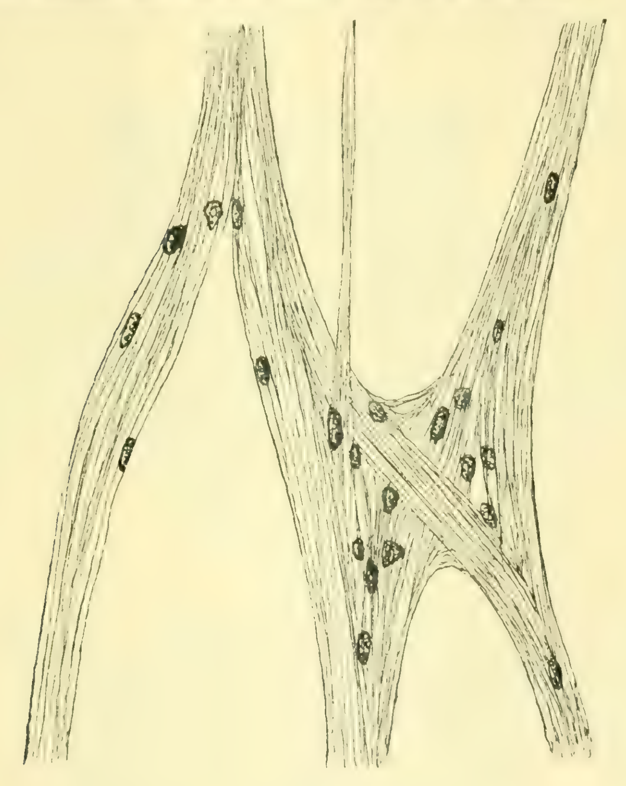


Textfig. 3.
Chiroteuthis imperator: Verzweigung der Radiärfasern.

Rechtwinklig zur Ringmuskulatur und senkrecht auf den Längsfasern verstreichen die Radiärmuskelfasern (*mu.rad.*). Sie bilden gewöhnlich dünne Lamellen, die in regelmäßigen Abständen die Ringmuskulatur durchsetzen. Bei den Formen mit derber Muskulatur geht jede einzelne Lamelle als kontinuierliche Schicht durch den Mantel hindurch parallel seinem Rande. Das Verhalten der Radiärfasern bei den gallertigen Formen wird unten noch geschildert werden.

Die Radiärfasern strahlen büschelförmig bis in die Längsmuskulatur aus, indem sie sich bald geradlinig, bald sich verästelnd zwischen den Ringfasern hindurchdrängen. Besonders schön kann man ihre Verästelung bei *Chiroteuthis imperator* beobachten (Textfig. 3), wo auch

die einzelnen Ästchen zuweilen miteinander anastomosieren. Eine besondere Eigentümlichkeit lassen sie bei *Octopus vulgaris* und *Eledone moschata* erkennen (Fig. 4). Es zeigt sich nämlich, daß sie sich in einer mittleren Region des Mantels zwei- oder dreimal gabeln und mit benachbarten Faserzügen zusammenlaufen, wobei mannigfaltige Überkreuzungen entstehen. Bei der Untersuchung des Mantels von *Desmoteuthis pellucida* fand Chun (1910), daß hier die Kerne der Radiär-

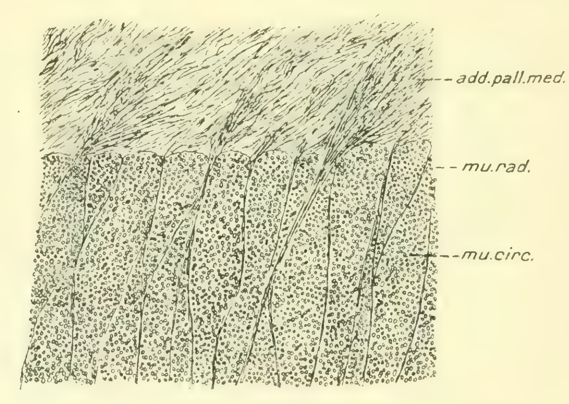


Textfig. 4.
Octopus vulgaris: Radiärfaserkreuzung. Vergr. 1000.

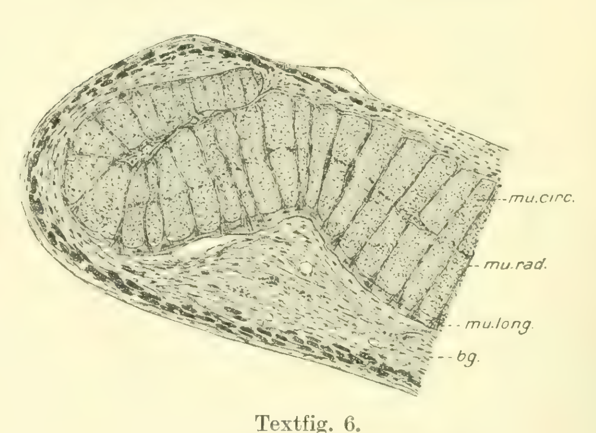
fasern in der Mitte des Mantels liegen und in »verbreiterte Lamellen eingebettet« sind, »von denen die sich gegen die Peripherie verzweigenden Radiärfasern ausstrahlen«. Ein ganz ähnliches Verhalten konnte ich für *Brachioteuthis Riisei* feststellen. Auch hier kann man in der Mitte des Mantels verbreiterte Lamellen bemerken, die scheinbar dadurch hervorgerufen werden, daß sich die Radiärmuskeln auflockern. Auch liegen dort die eigenartig geformten Kerne. Jedoch nicht bei allen Formen liegen die Kerne der Radiärfasern in der Mitte des Mantels.

Wohl erkennt man bei schwacher Vergrößerung eine deutliche Mittellinie, welche durch eine Anhäufung derselben gebildet wird, aber eine genauere Prüfung zeigt, daß auch nach außen oder innen noch vereinzelte Kerne zu bemerken sind, wie es z. B. *Sepia officinalis* oder *S. elegans* zeigt (Textfig. 4 *a*).

Bei manchen Cephalopoden, die durch den Besitz eines Musculus adductor pallii medianus ausgezeichnet sind, wie z. B. *Tremoctopus violaceus*, *T. atlanticus*, haben die Radiärfasern noch eine besondere Bedeutung insofern,



Textfig. 5.
Termoctopus violaceus: Ursprung des *Mu.add.pall.med.*



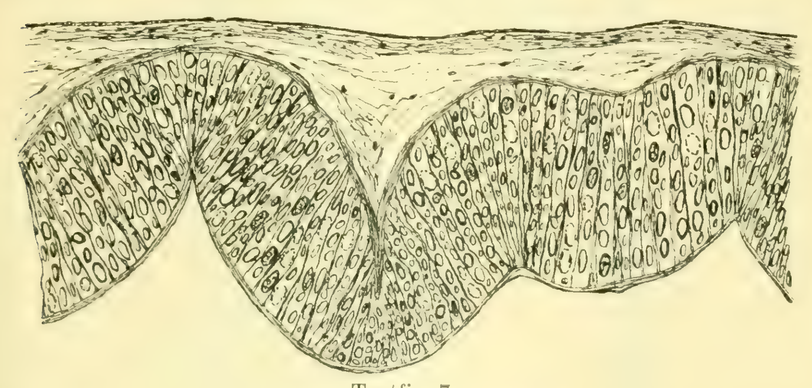
Textfig. 6.
Sepia officinalis: Mantelrand. Umbiegung.

Textfig. 4 *a*.
Sepia officinalis: Radiärmuskelbündel.

als sie in jenen Muskel einstrahlen und ihn so zu nicht unbeträchtlichem Teile aufbauen helfen (Textfig. 5). Noch innerhalb der Ringmuskulatur zweigen von ihnen kleinere Faserbündel ab, die sich zu

größeren Komplexen vereinigen und in spitzem Winkel zu ihnen nach vorn verlaufen. Beim Austritt aus dem Mantel an einer Stelle, wo keine innere Längsmuskelfasern nachweisbar sind, verbreitern sich diese Bündel sehr stark und bilden durch neu hinzutretende Fasern verstärkt den Musc. adductor pall. med. Bei andern Formen, z. B. bei *Sepietta minor*, ist keine so innige Verbindung desselben mit dem Mantel vorhanden, sondern er ist relativ selbständig.

An seinem ventralen Rande erleidet der Mantel meist eine Umbiegung, die jedoch zuweilen äußerlich nicht zu bemerken ist, nämlich dann, wenn sie lediglich die Hauptmantelmuskulatur, nicht aber die Cutis in Mitleidenschaft zieht, welch letzteres Verhalten z. B. für *Sepia officinalis* charakteristisch ist (Textfig. 6). Die Umbiegung kann stärker



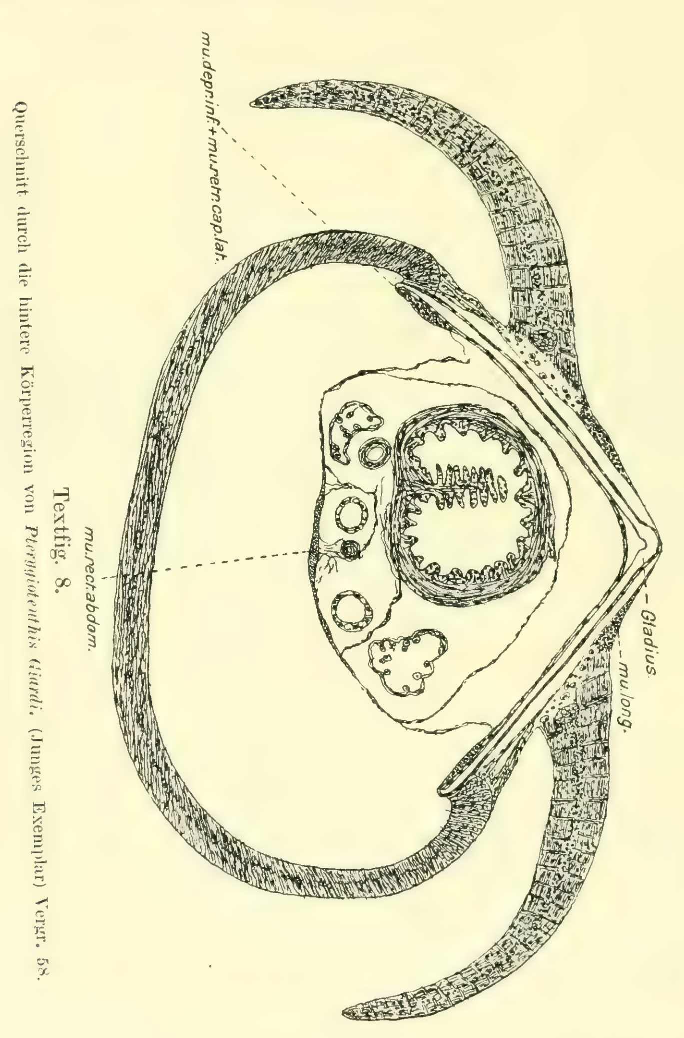
Textfig. 7.
Desmoteuthis: Mantel im Längsschnitt.

oder schwächer sein, nach innen (*Abraliopsis Morisii*, *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, *Tremoctopus violaceus*) oder nach außen (*Todaropsis Verangi*, *Chiroteuthis imperator*, *Rossia macrosoma*, *Argonauta argo*, *Loligo marmorae*) erfolgen. Bei *Argonauta* schneidet an der Umbiegungsstelle eine so scharfe Furche in den Mantel ein, daß die Muskulatur außerordentlich verdünnt wird und der Mantelrand rechtwinklig nach außen vorspringt (Fig. 9).

Zuweilen tritt am Mantelrande außerdem ein sehr schmaler und dünner Saum auf, der aber deutlich von ihm abgesetzt ist. Man findet ihn bei *Todaropsis*, *Abraliopsis*, *Stenoteuthis*, und in ihm lassen sich sowohl Ring-, als Radiär-, als Längsfasern nachweisen. Bei *Desmoteuthis* verläuft die Hauptmantelmuskulatur nicht glatt, sondern sie ist in eine große Zahl dem Mantelrand paralleler Falten gelegt (Fig. 7). Ich glaube nicht, daß sie auf der durch die Konservierung bedingten Schrumpfung beruht; denn während die gegen die Atemhöhle zu

liegende Bindegewebslage mit ihrem Epithel in die Faltung mit inbegriffen ist, nehmen äußeres Epithel und die oberen Lagen der Cutis ihren ungestörten geraden Verlauf.

Auf der dorsalen Seite erscheint der Mantel zuweilen stark redu-

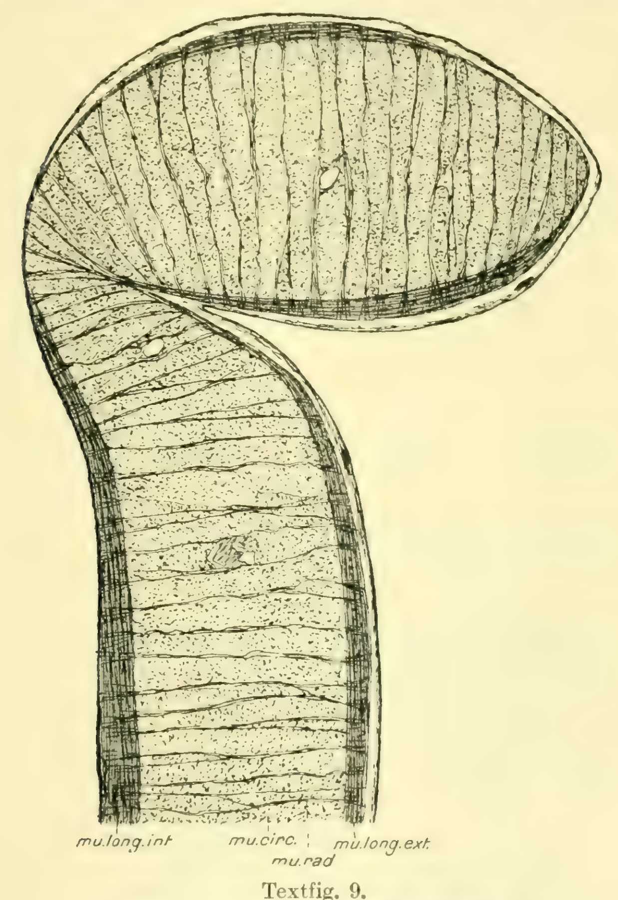


Textfig. 8.

Querschnitt durch die hintere Körperregion von *Pterygioteuthis Giardi.* (Junges Exemplar) Vergr. 58.

ziert, indem er seine Muskulatur einbüßt und nur noch aus dünnen Lamellen besteht. Diese Umbildung greift Platz bei Formen, die einen Schalensack besitzen, wie z. B. bei *Sepia officinalis*, wo auf dem Rücken durch den gewaltig entwickelten Schulp die Muskulatur des Mantels auf zwei ziemlich schmale seitliche Streifen zurückgedrängt

ist. APPELLÖF (1898) stellte auch bei *Idiosepius*, wo kein Schalensack vorhanden ist, eine starke Verdünnung der dorsalen Mantelpartien fest. Über *Spirula australis* schreibt CHUN (1910), daß die Schale durch den Mantel hindurchschimmert. »Es wird dies dadurch bedingt, daß der Mantel sich unter Verlust seiner Muskulatur zu äußerst feinen durchsichtigen Lamellen umbildet, welche mit den unterliegen-



Textfig. 9.
Argonauta argo: Längsschnitt am Mantelrand.

den Partien des Schalensackes verwachsen«. Bei jungen Exemplaren von *Pterygioteuthis Giardi* (Fig. 8), wo der Gladius vorn sehr schmal ist, läßt sich auch die von Muskulatur freie Partie des Rückens als nur schmaler Längsstreifen nachweisen. Nach hinten aber, wo der Gladius zwei seitliche Flügel erhält, nimmt sie zu. Man findet nur jederseits von der dorsalen Firste des Gladius einen dünnen Längs-

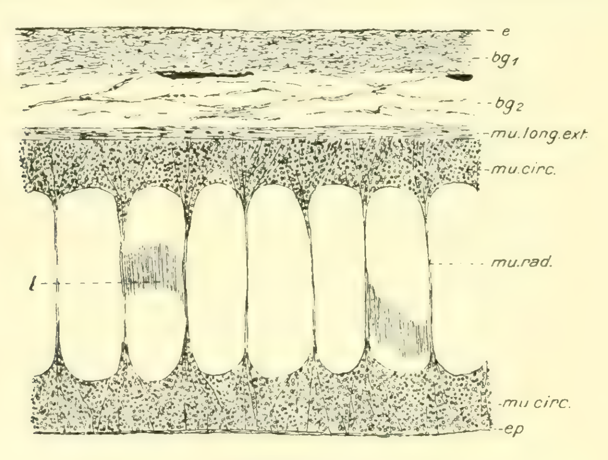
muskelstreifen, der an der dorsalen Seite der Flossenbasis entlang läuft. Auch zwischen dem gering entwickelten Flossenknorpel und dem Schalensack ist die Muskulatur nicht vorhanden, so daß die Flossen dem letzteren direkt aufsitzen. Gegen die Schwanzspitze zu, wo der Gladius nach der Ventralseite herumgreift, findet sich nur ein ganz schmaler Streifen von Muskulatur in der ventralen Mittellinie.

Im Anschluß hieran sei noch einiges über die Nackenverbindung der Octopoden bemerkt. Es beteiligen sich daran nämlich lediglich die äußeren Längsmuskelfasern und die Cutis. Erstere bilden aber an der Stelle wo die übrige Mantelmuskulatur nach hinten umbiegt und in den Musculus collaris übergeht, keine zusammenhängende Schicht mehr, sondern sie sind in eine Reihe von einzelnen Strängen gespalten, die nach dem Kopf hin verstreichen. Bei *Octopus vulgaris* sind sie nicht sehr zahlreich, an den Seiten kräftiger entwickelt als in der Mitte, während *Tremoctopus violaceus* deren eine größere Anzahl aufzuweisen hat, worin er *Eledone moschata* ähnelt.

3. Der Mantel der gallertigen Cephalopoden.

Es sei gestattet, im folgenden auf die Ummodelung des Mantels einzugehen wie sie bei den gallertigen Formen Platz greift.

Zu dieser Untersuchung standen mir drei Oegopsiden, nämlich



Textfig. 10.
Chiroteuthis imperator; Längsschnitt durch den Mantel. Vergr. 58.

Chiroteuthis imperator und *Doratopsis sagitta* von der Deutschen Tiefsee-expedition und *Mastigoteuthis Hyorti* von der MICHAEL-SARS-Expedition und ein Octopode und zwar *Alloposus mollis* aus dem ozeanographischen Museum in Monaco, zur Verfügung.

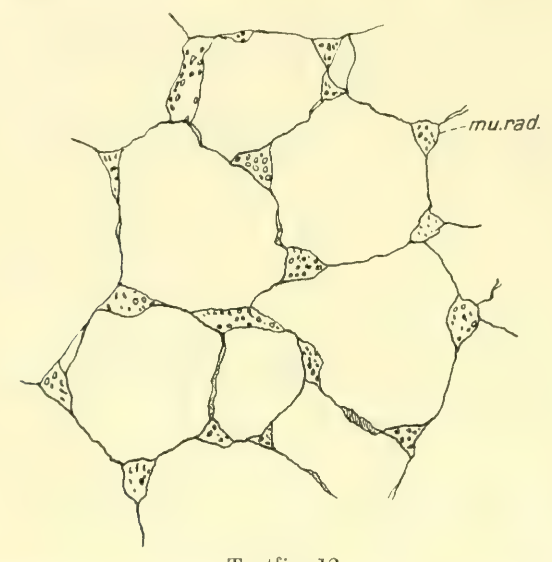
Betrachten wir zunächst nur *Chiroteuthis* (Fig. 10) und *Mastigoteuthis* (Fig. 11), so ergibt sich, daß hier die Mantelmuskulatur eine eigenartige Reduktion erfahren hat. Die Ringmuskelfasern, die sonst die Hauptmasse des Mantels ausmachen, sind auf zwei ziemlich dünne Lagen beschränkt, die jede nur ein Siebentel (*Chiroteuthis*) bis ein Fünfzehntel (*Mastigoteuthis*) der Gesamtdicke des Mantels betragen. Dafür ist zwischen sie eine breite Schicht gallertigen Gewebes eingeschaltet. Diese Gallertschicht, welche nach CHUN (1902) bei *Bolitaena* eine Dicke von 1 cm erreichen kann, ist fast homogen und nur selten sieht man feine Fasern darin verlaufen. (Eine Ausnahme hiervon zeigt *Alloposus*, worauf ich unten einzugehen habe). Sie wird durchsetzt von den Radiärfasern, welche sich beim Auftreffen auf die äußere bzw. innere Ringmuskelschicht verästeln und sich durch sie hindurchdrängen. Hier bilden sie nicht wie bei Formen mit derber Muskulatur dünne Lagen, die parallel dem Mantelrande verlaufen, sondern sie sind darin auf eine andre Weise orientiert. Legt man nämlich einen Längs- oder Querschnitt durch den Mantel von *Chiroteuthis imperator*, so erhält man Bilder, nach denen es scheint, als bildeten die Radiärfasern in schwache Bündel vereinigt, dünne Säulchen, die zwischen die beiden Ringmuskelschichten eingeschaltet sind, ein Verhalten, welches JOUBIN (1895) von *Alloposus mollis* beschreibt. Eine andre Vorstellung bekommt man aber, wenn man einen Flächenschnitt betrachtet (Fig. 12). Es zeigt sich dann, daß die Gallertschicht durchsetzt wird von feinen Lamellen, die zu Fünf- oder



Textfig. 11.

Mastigoteuthis Hyorti: Längsschnitt durch den Mantel. Vergr. 58.

Sechsecken zusammenstoßen, wodurch eine wabenartige Struktur entsteht. Bei starker Vergrößerung (Fig. 13) erkennt man nun, daß jede



Textfig. 12.
Chiroteuthis imperator: Flächenschnitt durch die Gallertschicht. .(Radiärfasern). Vergr. 200.



Textfig. 13.
Chiroteuthis imperator: Muskelfasern in den Septen und Eckpfeilern. Vergr. 1000.

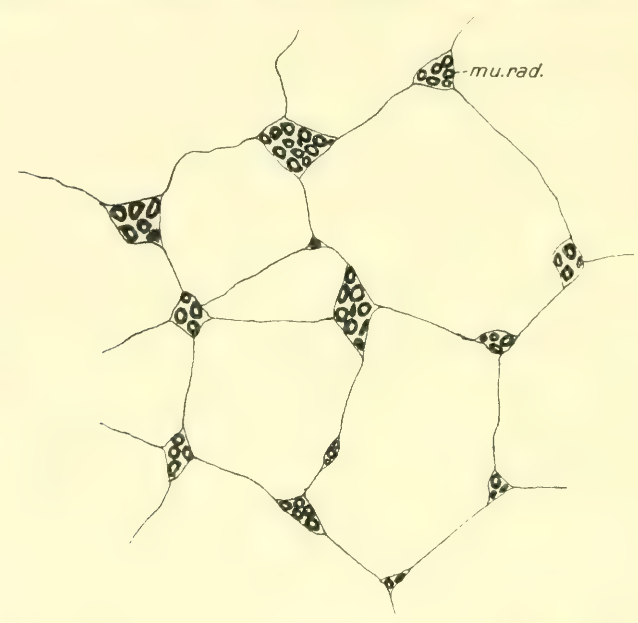
dieser auf den Ringmuskelschichten senkrecht stehenden Lamellen ihrerseits aus zwei parallel verstreichenden feinen Häutchen besteht, welche zwischen sich gerade so viel Raum lassen, daß eine Muskelfaser darin Platz findet. An den Ecken der Waben jedoch gehen die beiden Häutchen etwas auseinander, so daß dort ein meist dreiseitiger Hohlraum entsteht, der die Gallertlage geradlinig durchsetzt. Während nun in den Wabensepten radiäre Muskelfasern verlaufen, die eine einfache, allerdings nicht überall zusammenhängende Schicht bilden — es kommen Stellen vor, wo zwischen zwei benachbarten Muskelfasern ein größerer Zwischenraum bleibt, und gerade dort erkennt man die beiden feinen Häutchen, die man auch als Primärlamellen bezeichnen könnte, am besten —, ist dafür in den Eckpfeilern Gelegenheit für eine größere Ansammlung gegeben, und so findet man darin etwa 10—30 nebeneinander laufende Muskelfasern vor. Auf diese Weise entstehen die Stützbälkchen, die auf jedem Schnitt sofort auffallen. Zuweilen findet man eine Stelle, wo eine Septenlamelle gerade in der Fläche getroffen ist, und dann sieht man, wie eine große Zahl von Muskelfasern nebeneinander herlaufen (Fig. 10 *l.*).

Da die Radiärfasern stets zwischen zwei Primärlamellen eingeschlossen sind, kommen sie nicht mit dem Gallertgewebe in Berührung, was auch für die Ringmuskel ausgeschlossen ist, da sich an der Grenze zwischen ihnen und der gallertigen Schicht eine sehr dünne strukturlose Membran befindet.

Wenn auch *Mastigoteuthis Hyorti* eine im Prinzip gleiche Ausbildung des Mantels aufzuweisen hat wie *Chiroteuthis*, so findet man doch einige Verschiedenheiten. Bei dieser Form geht nicht jede der Septen als gerade Lamelle durch den Mantel hindurch, da man hier mehrere Schichten von Waben findet. Infolgedessen nehmen auch die Eckpfeiler keinen geraden, sondern einen geknickten Verlauf, so daß man auf Schnitten nur kurze Stücke von ihnen erhält. Während nun aber bei *Chiroteuthis* die Septen stets wieder aus zwei Primärlamellen bestehen, ergibt es sich, daß bei *Mastigoteuthis* nur eine einzige existiert, auf der sich auch keine Radiärfasern nachweisen lassen (Fig. 14). Nur in den Kanten der Waben (und nur sehr selten einmal auf den Septen selbst) teilt sich jede der aneinanderstoßenden Lamellen dichotom und bildet so einen drei- oder vierseitigen Hohlraum, in dem nun eine größere Anzahl von Radiärfasern verlaufen, welche infolge der Anordnung der Waben ebenfalls einen mehrfach geknickten Verlauf nehmen.

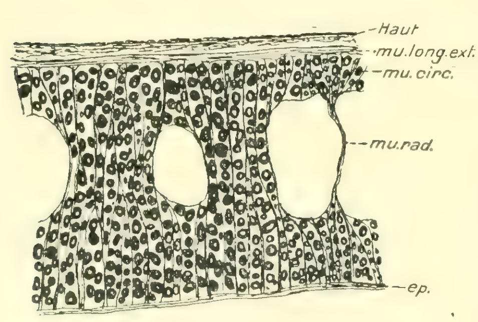
Ein andres Verhalten der Radiärmuskelfasern schildert CHUN (1902) von *Bolitaena*. Hier bilden diese »breite Muskelbänder, welche

radiär den Mantel durchsetzen und sich beiderseits in ein Astwerk von Fasern gabeln. Die Breitseiten dieser aus einer großen Zahl parallel nebeneinander verlaufender Fasern gebildeten Muskellamellen ver-



Textfig. 14.
Mastigoteuthis Hyorti: Flächenschnitt durch die Gallertschicht (Radiärfasern). Vergr. 1000.

streichen parallel dem Mantelrande«. Eine Wabenstruktur ist sonach bei dieser Form nicht vorhanden, und man wird hier eher an den Verlauf der Radiärfasern bei den Formen mit derber Mantelmuskulatur erinnert.



Textfig. 15.
Daratopsis sagitta: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

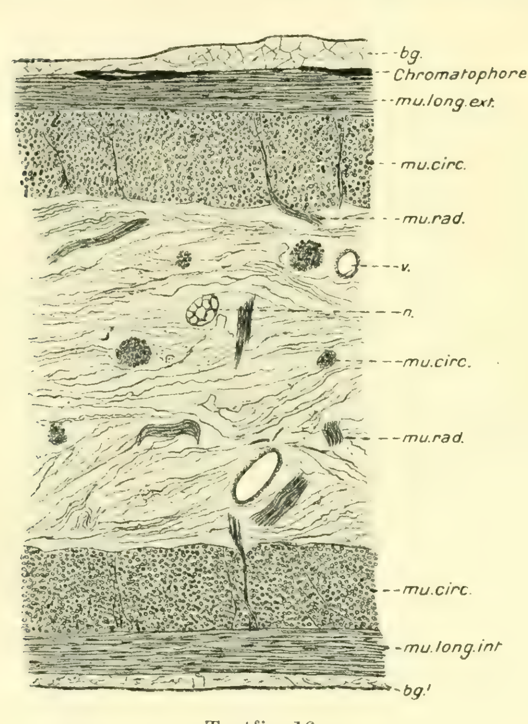
Doratopsis sagitta zeigt im Mantel ungefähr denselben Aufbau wie *Chiroteuthis*; indessen verdient diese Form besondere Beachtung wegen einiger primitiver Charaktere. Es ergibt sich nämlich, daß hier die Gallertschicht noch nicht die starke Entwicklung erlangt hat wie bei *Chirotheuthis* oder *Mastigoteuthis* (Textfig. 15). Dafür sind die beiden Ringmuskellagen relativ dicker, so daß für das gallertige Gewebe im allgemeinen höchstens ein Drittel

der Manteldicke übrig bleibt. Man findet aber Stellen, wo sich die beiden Ringmuskelschichten bis zur Berührung nähern, so daß man dann eine einzige kompakte Ringmuskellage des Mantels vor sich hat. Jedenfalls haben wir hier ein primitives Verhalten vor uns, auf das ich bei der Frage der Entstehung des gallertigen Gewebes noch zurückkommen werde, und das sehr dafür spricht, daß wir es hier mit einer Jugendform von *Chiroteuthis* zu tun haben, eine Ansicht, die besonders FICALBI (1899) vertreten hat, und der gegenüber auch CHUN sich »nicht so ablehnend zu verhalten vermag, wie PFEFFER und HOYLE«.

Den Aufbau des Mantels von *Alloposus mollis* schildert JOUBIN (1895) und gibt auch die Abbildung eines Durchschnittes. Er unterscheidet von außen nach innen fortschreitend sieben Lagen und zwar 1) eine dünne Bindegewebslage «probablement l'épiderme et le derme», 2) eine Schicht von Transversalmuskelfasern, 3) eine Schicht von Längsmuskelfasern, 4) eine kolossal entwickelte Schicht von vollkommen durchsichtigem Gewebe, in welchem ungezählte Muskelbündel in Form von Säulen verlaufen, die in der Mitte einfach sind, sich aber an ihren beiden Enden verzweigen, 5) eine Lage von Längsmuskelfasern, die in flache Bündel gesondert sind und in Abständen durch Furchen getrennt werden, 6) eine Schicht von «fibres musculaires obliques» und 7) eine dünne Lage von Bindegewebe. Bei dieser Beschreibung steht er indessen zu seiner Abbildung in Widerspruch, wo er als zweite Schicht eine Lage von Longitudinalmuskeln und als dritte eine solche von Transversalfasern bezeichnet. Ferner bildet er als sechste Lage eine Schicht von Transversalfasern ab, nicht wie im Text angegeben von «fibres musculaires obliques».

Nach den Befunden bei *Chiroteuthis*, *Mastigoteuthis* und *Doratopsis* erschien es mir nun befremdlich, daß die Gallertschicht bei *Alloposus*, wie JOUBINS Abbildung zeigt, nicht zwischen zwei Ringmuskelschichten, sondern zwischen eine Ring- («fibres musculaires transversales») und eine Längsmuskellage eingeschaltet sein sollte. Darum wandte ich mich an die Direktion des ozeanographischen Museums in Monaco und erhielt ein Stück aus dem Mantel von *Alloposus mollis* überlassen. Nach den Schnitten, die ich davon anfertigte stellt sich das Veralten der Mantelmuskulatur allerdings anders dar als die Beschreibung und Abbildung JOUBINS erkennen läßt. Wie ich vermutete ist nämlich bei *Alloposus mollis* die Gallertschicht tatsächlich zwischen zwei Lagen von Ringmuskulatur eingeschlossen (Fig. 16). Man kann von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden:

1) die Epidermis, die meist abgescheuert ist, mit dem Bindegewebe, in dem wenige Muskelfasern nachweisbar sind, 2) eine Schicht von Längsmuskelfasern, 3) eine äußere Ringmuskellage, welche ungefähr doppelt so dick ist als die Längsmuskulatur. Darauf folgt 4) eine außerordentlich stattlich entwickelte Lage gallertigen Gewebes, welches von einer Unzahl fein gekräuselter und verzweigter bindegewebiger Fasern durchzogen wird, die ich bei keiner andern Form in so dichtem Gewirr ausgebildet fand wie hier. Außerdem lassen sich größere Nervenstämme und Blutgefäße darin nachweisen, die hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufen. Recht merkwürdig aber verhält sich die Radiärmuskulatur, welche hier sehr stark rückgebildet ist. Zwischen den Ringmuskelfasern kann man Radiärfasern nur selten als dünne Züge nachweisen, die sich beim Eintritt in die Gallertschicht verlieren, und nur vereinzelt lassen sie sich als stärkere Bündel darin erkennen, wobei sie aber nicht in gestrecktem Verlauf, sondern vielfach gebogen von einer Ringmuskelschicht zur andern ziehen, so daß man auf Schnitten nur Teilstücke erhält. Außerdem findet man in der Gallertschicht ganz regellos verstreut ziemlich kräftige Muskelbündel, die einen ringförmigen Verlauf nehmen. Auf die Gallerte folgt 5) eine innere Ringmuskellage, die ebenso stark ist wie die äußere, hierauf 6) eine wohlentwickelte Schicht von Längsmuskelfasern und schließlich 7) das dünne Bindegewebe mit seinem Epithel.



Textfig. 16.
Alloposus mollis: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

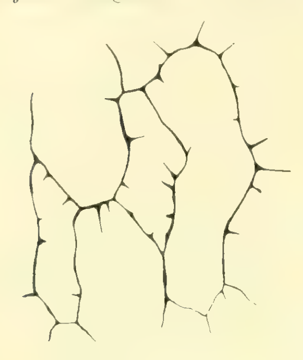
Was nun die Entstehung des gallertigen Gewebes im Mantel der Cephalopoden anbelangt, so muß man annehmen, daß diese Umwandlung von der Mitte des Mantels ausgeht. Wahrscheinlich wird der

Anfang damit gemacht, daß die Radiärfasern von der Mitte aus sich auffasern und zu Lamellen verbreitern, welche dann die Septen liefern, während andre erhalten bleiben, die dann als Säulchen die Gallerte durchsetzen (*Mastigoteuthis*, *Chiroteuthis*, *Alloposus*) oder zwischen die Septenlamellen eingeschlossen werden (*Chiroteuthis*). Gleichzeitig wird aber auch eine Degeneration der Ringmuskulatur zu einem gallertigen Gewebe zu konstatieren sein, wodurch diese schließlich auf zwei mehr oder weniger dünne Lagen zurückgedrängt wird. Die bei *Alloposus mollis* in der Gallerte verlaufenden Ringfaserstränge sind jedenfalls als Reste anzusprechen.

Bei *Doratopsis sagitta* lassen sich alle Stadien der Verdrängung der Ringmuskulatur erkennen, allerdings konnte ich von einer Auffaserung der Radiärfasern, die hier übrigens innerhalb der Ringmuskulatur sehr fein sind, nichts bemerken, hingegen fand ich ein Anfangsstadium bei einem jungen Exemplar von *Tremoctopus atlanticus*. Legt man bei dieser Form Schnitte durch die ventrale vordere Mantelregion, so findet man in den seitlichen Partien je einen Bezirk, in dem sich eine Isolierung und Auflockerung der Radiärfasern verbunden mit einer Rückbildung der Ringfasern nachweisen läßt. Diese Partien erstrecken sich als nicht breite Streifen vom Mantelrande nach hinten konvergierend, bis ungefähr an die Kiemenbasis heran. In ihrem Umkreis ist die Muskulatur noch vollkommen normal ausgebildet; allerdings läßt sich im ganzen Mantel eine leichte Auflockerung der Ringfasern in der Mittelregion erkennen.

Die Ausbildung von Gallertgewebe ist übrigens nicht auf den Mantel beschränkt. Es greift meist auch auf Hals, Kopf, Flossen und Tentakel über. Von allem wird hiervon das Bindegewebe der Cutis sehr stark in Mitleidenschaft gezogen, so z. B. bei *Chiroteuthis* und *Mastigoteuthis* am Kopf, Hals und auf dem Mantel. In den Armen füllt es den Zwischenraum zwischen der Muskelscheide und dem centralen Nervenstrang, der an Muskelsepten aufgehängt ist, aus. In der Halsregion ist es bei den genannten Formen so mächtig entwickelt, daß es die Adductoren des Trichters vollständig unter sich begräbt, was zur Folge hat, daß man diese nur undeutlich durch die Haut schimmern sieht. Bei *Doratopsis sagitta* ist der ganze verlängerte Halsabschnitt gallertig verquollen, und man findet muskulöse Septen, die die Gallerte in großen Abständen durchsetzen, so daß man von einer Wabenstruktur hier nicht reden kann. Diese wird aber deutlicher zwischen den Augen, und auf dem Mantel und den Flossen erkennt man die ziemlich engen Waben sehr gut. Am hinteren Ende des Gladius

werden sie jedoch weiter, und damit nimmt die Durchsichtigkeit in jener Gegend zu. Auf der dorsalen Seite verwischt sich die Wabenstruktur etwas, und man sieht bei rein äußerlicher Betrachtung der Septen von der Kante her, daß sie gebogen und verrundet sind und kleine seitliche Ästchen besitzen (Textfig. 17). Um das kostbare Exemplar zu schonen, konnte ich nicht näher darauf eingehen.



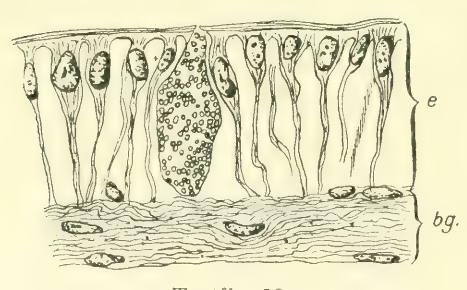
Textfig. 17.
Doratopsis sagitta: Radiärsepten von der Kante gesehen.

Über den Mantel der Cranchien teilt Chun (1910) folgendes mit: »Die Cranchien weisen fast durchweg eine fleischige Beschaffenheit ihres kräftig muskulösen Mantels und der Arme auf. Nur der Mantel von *Taonius pavo* besitzt gallertige Beschaffenheit. Eine solche ist besonders charakteristisch für den Kopfabschnitt der stieläugigen Cranchien mit Einschluß der Gattung *Leachia.*«

4. Das Epithel und das subcutane Bindegewebe.

Die Begrenzung des Mantels nach außen, wie auch gegen die Atemhöhle zu wird von einschichtigem Epithel gebildet, in das vielfach Drüsenzellen eingelagert sind, und das meist von einer Cuticula überzogen wird. Das innere Epithel ist durchweg flacher und dünner als das äußere.

Eingehende Untersuchungen der Haut von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Sepiola Rondeletii* und *Loligo vulgaris* stellte Girod (1883) an, und ich beschränke mich darauf, auf diese Arbeit zu verweisen. Im allgemeinen ist ja in der Bildung des Epithels bei den einzelnen Formen wenig Unterschied vorhanden. Ich möchte nur auf dasjenige von *Rossia macrosoma* aufmerksam machen (Textfig. 18). Auf Querschnitten durch die Haut findet man hier Zellen, die sehr lang ausgezogen sind, und die sich nur dicht unter der Cuticula gegenseitig berühren. Nach innen zu verjüngen sich aber diese Zellen ihrerseits so stark, daß sie nur dünn, fast fadenförmig erscheinen



Textfig. 18.
Rossia macrosoma: Äußeres Mantelepithel.

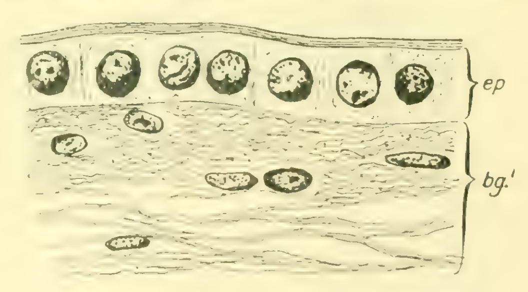
und zwischen sich Hohlräume lassen, die breiter sind als der Durchmesser des verdünnten Teiles der Zellen beträgt, und in denen vielfach Drüsenzellen zu bemerken sind. Die Kerne liegen an ihrer breitesten Stelle dicht unter der Cuticula und zwar alle in annähernd derselben Höhe, so daß man eine kontinuierliche Kernschicht auf dem Schnitt verfolgen kann. Sie sind rundlich oval, manchmal nierenförmig gestaltet und sehr reich an Chromatin. Bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung scheint jeder der Kerne auf einem Stiel zu sitzen. Das Protoplasma in dem äußeren verbreiterten Teile der Zelle zeigt eine netzförmige Struktur, während es in dem stielförmigen Abschnitt eine feine Längsstreifung erkennen läßt (Textfig. 19).



Textfig. 19.
Rossia macrosoma: Einzelne Epithelzelle. Vergr. 700.

Das äußere Epithel von *Sepietta minor* ist ähnlich gestaltet. Nur ist es von geringerer Regelmäßigkeit insofern, als die Kerne nicht in der gleichen Höhe liegen, da die Zellen verschieden lang sind, wodurch auch bewirkt wird, daß die Cuticula nicht geradlinig, sondern stark ein- und ausgebuchtet ist.

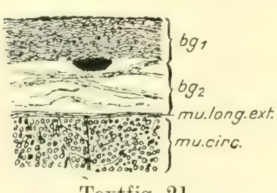
Auch das innere Mantelepithel von *Rossia macrosoma* fällt durch seine Regelmäßigkeit ins Auge (Textfig. 20). Man findet fast genau kubische Zellen, die einen gewaltigen kugelrunden Kern enthalten. Dieser besitzt seinerseits eine starke Membran und reichlich Chromatin, welches an der inneren Fläche stark angehäuft ist. Außerdem läßt sich eine deutliche Basalmembran nachweisen.



Textfig. 20.
Rossia macrosoma. Inneres Mantelepithel.

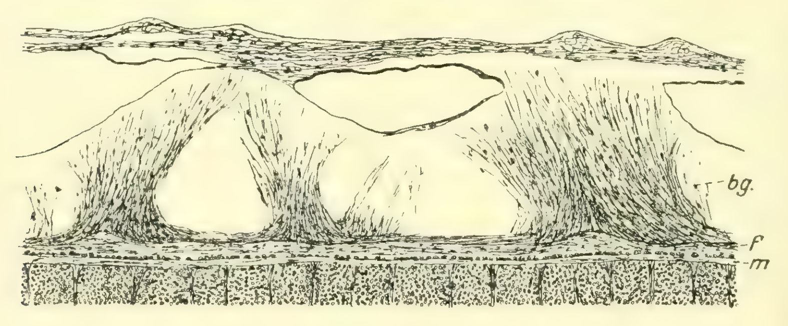
Unter der Epitheldecke liegt das subcutane Bindegewebe, die Cutis. Wir finden es zum ersten Male geschildert bei Delle Chiaje (1825). Später untersuchte es Leydig bei *Loligo* und *Sepiola* und fand, daß es »im frischen Zustande nahezu den Charakter des Bindegewebes der Wirbeltiere« aufweist und aus »homogenen Lamellen besteht, die sich leicht falten und kräuseln und dadurch scheinbare Faserzüge hervorrufen«. Nicht immer ist die Cutis von faserig-welliger Struktur, sondern sie erlangt bei einigen Oegopsiden und Octopoden

eine gallertige Konsistenz. Die Haut von *Bolitaena* erlangt nach Chun (1902) dadurch eine solche Transparenz »als ob man es mit einem durchsichtigen Heteropoden zu tun hätte«, während bei andern Formen die Gallerte eine milchige Trübung zeigt, die durch feine Fasern hervorgerufen wird. Hand in Hand mit der gallertigen Verquellung der Cutis geht meist eine ganz beträchtliche Dickenzunahme, so daß sie z. B. an einigen Stellen bei *Mastigoteuthis* ein Drittel der Gesamtdicke des Mantels ausmacht.



Textfig. 21.
Chiroteuthis imperator: Cutis. Vergr. 58.

Vielfach ist die Cutis recht deutlich in zwei Schichten gesondert. Bei *Chiroteuthis imperator* z. B. (Textfig. 21) findet man eine äußere dichte Schicht (bg_1), welche aus vielen sehr feinen und gewellten Bindegewebsfasern besteht und sich durch den Besitz zahlreicher Kerne vor einer inneren (bg_2) ebenso dicken Lage auszeichnet, die einen lockeren Aufbau aus breiteren Fasern mit gallertiger Verquellung zeigt und nur wenige Kerne enthält. An der Grenze zwischen beiden Schichten liegen die Chromatophoren.

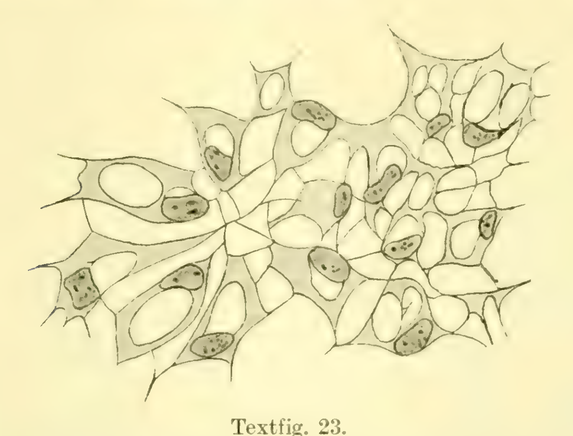


Textfig. 22.
Todaropsis Veranyi: Cutis. Vergr. 58.

Eine merkwürdige Struktur weist das Bindegewebe der Haut von *Todaropsis Veranyi* auf (Textfig. 22). Man findet mit Safranin gut färbbare Büschel sehr feiner Faserzüge, die reichlich Kerne enthalten und protuberanzenartig in mehr oder weniger geschwungenem Verlauf gegen die Epidermis ausstrahlen. Sie scharen sich aus Fasern zusammen, die ihren Ursprung aus einer dünnen faserigen Schicht (*f*) des Cutisgewebes nehmen, welche selbst wieder einer sehr dünnen, stark lichtbrechenden Membran (*m*) aufliegt, die eine feine fibrilläre Struktur erkennen läßt und keine Kerne enthält. An diese Membran, welche der Ringmuskulatur direkt aufliegt, setzen sich auf der Innen-

seite die Radiärfasern an, während ihr nach außen zu eine scharf ausgeprägte einfache Schicht großer Kerne benachbart ist. Diese Kerne gehören großen Zellen an (Textfig. 23), deren Protoplasma Vacuolen enthält, die von Protoplasmabrücken hier und da durchsetzt werden, während sie untereinander durch fadenförmige Fortsätze zusammenhängen, so daß ein netzartiger Komplex entsteht.

Die oben erwähnte Membran, die sich auch bei *Sepia officinalis*, *Brachioteuthis Riisei* und *Desmoteuthis* nachweisen läßt, beschreibt RABL (1910) von *Eledone Moschata* als »dünne Platte, die aus einer in Hämalaun graublau sich färbenden homogenen Masse besteht, in der im Flächenbild kreisrunde Zellen mit roten Körnchen in einfacher



Textfig. 23.

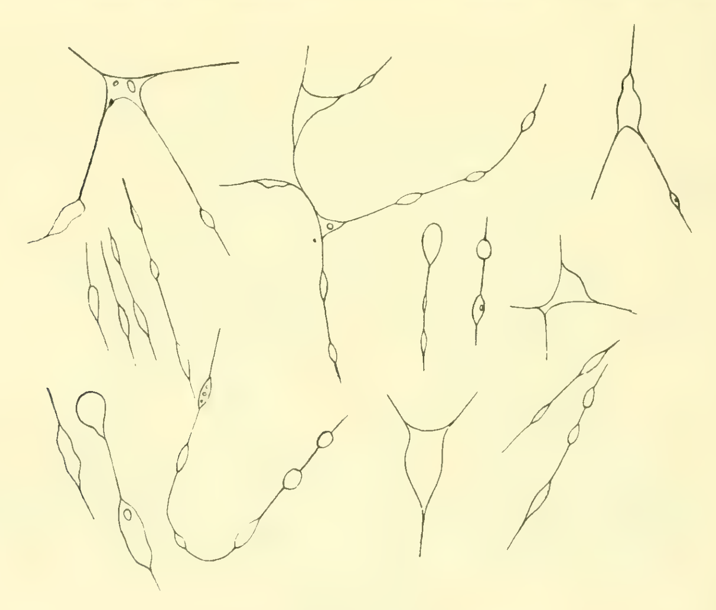
Todaropsis Verangi: Bindegewebszellen von der Fläche gesehen.

Schicht eingelagert sind«. Wie schon gesagt, fand ich bei *Todaropsis* in der Membran selbst keine Kerne vor.

Das Cutisgewebe von *Heteroteuthis dispar* ist insofern interessant, als es aus zwei Schichten besteht, von denen die innere den typischen Aufbau aus flach gewellten Faserzügen zeigt, während die äußere sich durch große Hohlräume auszeichnet, die durch dünne Lamellen gegeneinander abgegrenzt sind, wodurch eine wabenähnliche Struktur hervorgerufen wird. An einigen Stellen sind diese Hohlräume mächtig entwickelt. Muskelfasern lassen sich in diesem Gewebe nicht nachweisen, und auch Kerne sind nur sehr spärlich vorhanden. Sein Vorkommen erstreckt sich nur auf die hintere Hälfte der ventralen Manteloberfläche und auf die Unterseite der Flossen, auf deren dorsalen Flächen es nur schwach angedeutet ist; auf der übrigen Manteloberfläche läßt es sich nicht mehr nachweisen. In dem Winkel, den die Flossen mit

den seitlichen Partien des Mantels bilden, ist dieses Gewebe sehr engmaschig, während es nach der Dorsalfläche hin, seitlich von ihrer Mittellinie die größten Hohlräume aufweist.

Einen wabenartigen oder besser schwammigen Aufbau trägt auch die Cutis von *Mastigoteuthis Hyorti* zur Schau und zwar an solchen Stellen, wo die unten zu erwähnende Pflasterung der Haut nicht oder nur schwach ausgebildet ist. Man findet hier aber das umgekehrte Verhalten als bei *Heteroteuthis* insofern, als die äußere Region eine kompaktere faserige Struktur besitzt (bg_1, Fig. 11), ähnlich wie bei *Chiroteuthis*, während sich das schwammige Gewebe, in dem verschiedentlich Hautmuskelfasern verlaufen, in unmittelbarer Nachbarschaft der



Textfig. 24.
Abraliopsis Morisii: Bindegewebszellen.

Hauptmantelmuskulatur nachweisen läßt. Übrigens verhält es sich hier, wie auch bei andern Formen, nicht auf dem ganzen Mantel gleich. So findet man z. B. auf der ventralen Seite der Flossen, nahe ihrer Ansatzstelle keine derartige Struktur ausgebildet.

Die Bindegewebszellen der Haut von *Abraliopsis Morisii* (Fig. 24) und *Brachioteuthis Riisei* liegen in einer Grundmasse verstreut, die als stark entwickelte Intercellularsubstanz aufzufassen ist. Untereinander sind sie durch in der Regel zwei lange Ausläufer verbunden,

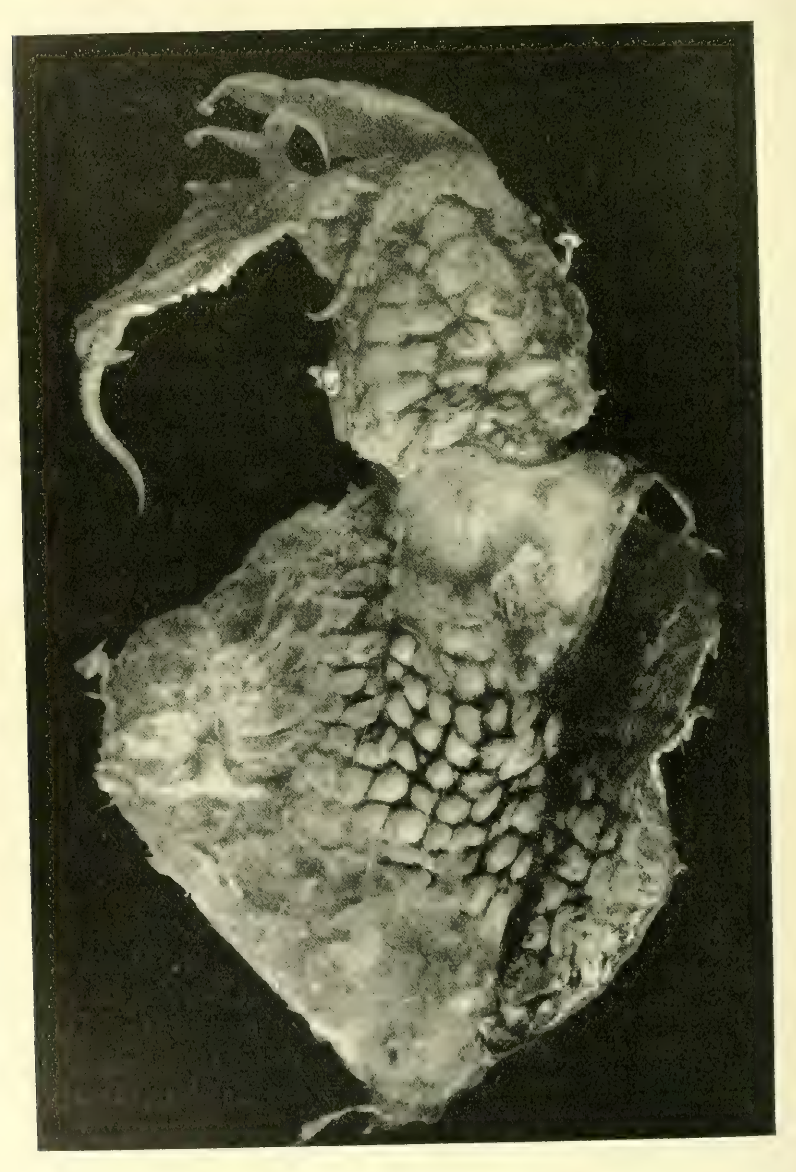
so daß ziemlich lange, oft zu vier oder fünf parallel nebeneinander laufende Ketten entstehen, was besonders für *Abraliopsis* charakteristisch ist. Es kommen indessen auch Zellen vor, die mehr als zwei Fortsätze besitzen, und dann entsteht ein netzartig verzweigter Komplex, der auffallend an einen Nervenplexus erinnert. Die Kerne der Zellen sind bei Safraninfärbung wie auch bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin sehr selten zu erkennen, und das Protoplasma erweist sich als ziemlich grobkörnig.

5. Über die Pflasterung (Schuppenbildung) der Haut.

Die hier zu besprechenden Strukturen verdienen insofern Interesse, als sie bei extremer Ausbildung den Anschein einer Schuppenbildung erwecken. Tatsächlich hat denn auch JOUBIN (1895) eine Gattung *Lepidoteuthis* aufgestellt und sie als einen beschuppten Cephalopoden ausführlich beschrieben und abgebildet. Von vornherein möchte ich nun aber darauf aufmerksam machen, daß diese Hautgebilde lediglich bei äußerlicher Betrachtung den Anschein einer Beschuppung erwecken, während sich aus ihrem inneren Bau, den JOUBIN in einer Abbildung zu versinnlichen sucht, welche einen Querschnitt durch eine solche »Schuppe« darstellt, keinerlei Anhaltspunkte für diese Deutung ergeben; denn um ein Hautgebilde als Schuppe anzusprechen, dazu gehören doch andre Charaktere als die, welche sich auf Grund seiner Abbildung ergeben.

Gewissermaßen in einem ursprünglichen Stadium und weniger regelmäßig ausgebildet als bei *Lepidoteuthis* findet sich diese Hautstruktur als Pflasterung oder Felderung bei einigen andern Cephalopoden. So bildet sie PFEFFER (1912) von *Tetronychoteuthis Dussumeri*, *T. Massaye* und *Moroteuthis ingens* ab. In einer demnächst erscheinenden Arbeit in den Ergebnissen der MICHAEL-SARS-Expedition beschreibt CHUN (der mir Einsicht in das Manuskript gestattete) eine neue Species von *Mastigoteuthis* als *M. Hjorti*, von der zwei Exemplare in Fig. 25 und 26 von der Ventralseite abgebildet sind. Man findet die Hautoberfläche dieser Tiere durchzogen von tiefen Furchen, die zwischen sich rundliche oder polygonal umgrenzte Erhebungen lassen, und die zuweilen selbst auf der tief liegenden Mantel- oder Flossenmuskulatur ihre Eindrücke hervorrufen. Es erweckt den Anschein, als ob diese eigenartige Struktur durch den Druck des Netzes entstanden sei, indem sich dessen Maschen in die weiche Haut des Tieres eingedrückt hätten. Daß dem nicht so ist, erhellt schon aus den auftretenden Unregelmäßigkeiten in der Größe der Pflaster, sowie daraus, daß sie

auch an Stellen, die nicht mit dem Netz in Berührung kommen konnten, wie am Trichter und in den tiefen Gräben, welche sich zwischen den gewaltig entwickelten Flossen und den seitlichen Partien des Mantels



Textfig. 25.

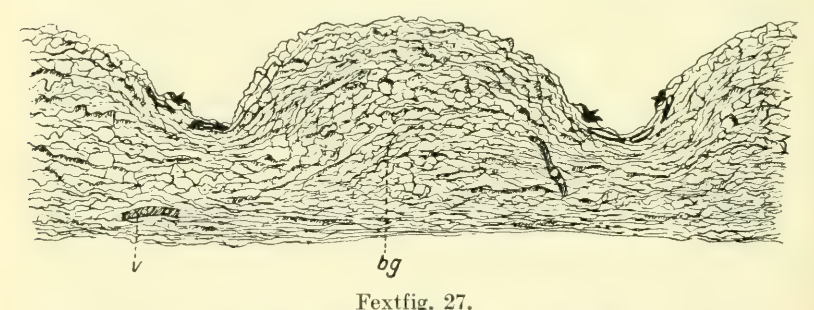
Mastigoteuthis Hyorti Chun, von der Ventralseite.



Textfig. 26.

Mastigoteuthis Hyorti Chun, von der Ventralseite.

hinziehen, sich nachweisen lassen. Ebenso zeigte eine eingeforderte Netzprobe, daß dessen Maschen größer waren als die hier vorhandenen Pflaster, die auch bei den einzelnen Exemplaren erheblich in ihrer Größe variieren. Auf der Bauchseite sind die Furchen weniger regelmäßig entwickelt als auf dem Rücken. Während sie ventral die Hautoberfläche in mehr oder minder unregelmäßige polygonale blasige Erhebungen teilen, zwischen denen einzelne kleinere verstreut liegen, lassen sich dorsal zwei ausgeprägte Furchensysteme erkennen, welche mit der Längsrichtung des Tieres einen Winkel von 45° bildend sich rechtwinklig schneiden. Dieses Verhalten kann aber bei verschiedenen Exemplaren etwas variieren, insofern als auch die Felderung der Bauchseite regelmäßiger sein kann, und dadurch, daß die Furchen gebogen und mit Seitenzweigen ausgestattet erscheinen. So kommt es, daß man neben großen annähernd rechteckigen Feldern kleine runde oder längliche Blasen erkennt, die von seichteren Furchen umrandet sind. Wo aber die beiden Hauptfurchensysteme gut ausgeprägt sind, läßt



Fextfig. 27.

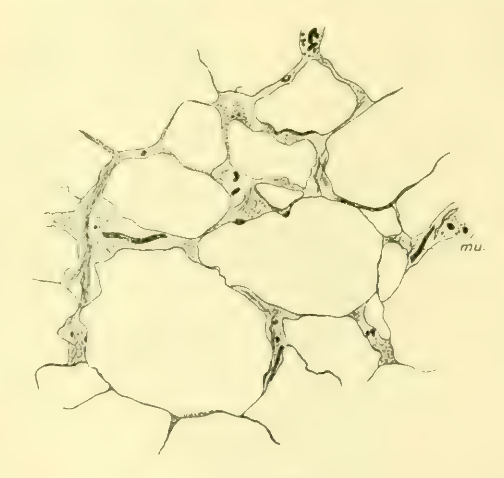
Mastigoteuthis Hyorti: Querschnitt durch die Haut.

sich konstatieren, daß sie sich in gleicher Richtung vom Mantel auf die Flossen fortsetzen, obgleich sie auf ihrer ventralen Fläche nur angedeutet sind. Aber auch auf Kopf und Arme greifen sie über, so daß man eine Furche in gleicher Flucht vom Hinterrande der Flosse schräg über den Mantel ziehend bis über den Kopf nach den Armen verfolgen kann. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Wandungen nicht sehr steil sind, sondern schräg gegen den Boden der Gräben abfallen, und daß die Oberfläche der Pflaster nach außen vorgewölbt ist.

Was nun den histologischen Bau dieser Gebilde (Fig. 27) anbelangt, so sei zunächst des Epithels gedacht. Man findet es nur selten vor, obwohl man annehmen muß, daß es ursprünglich die Pflaster und

Furchen umkleidet hat. Manchmal lassen sich Epithelzellen in den Furchen, wo sie geschützter liegen als auf der Oberfläche der Pflaster, nachweisen, aber im allgemeinen sind sie abgescheuert. Auch die braunroten Chromatophoren und die unten zu schildernden Hautorgane sind fast nur in den Furchen (und auf der ventralen Fläche der Flossen) vorhanden. Nach Lönnbergs (1898) Untersuchungen ähnlicher Gebilde von *Onychoteuthis ingens* kleidet das Epithel bei jener Form nicht die Furchen aus, sondern es überspannt sie zusammen mit einer Lage von Bindegewebe, in dem sich Muskel und Chromatophoren befinden. Man kann somit bei dieser Form nicht eigentlich von Furchen sprechen, denn die Zwischenräume zwischen den Gebilden, die den Pflastern von *Mastigoteuthis* entsprechen, und die im Gegensatz zu dieser Art und im Einklang mit den »Schuppen« von *Lepidoteuthis Grinaldi* senkrechte Wandungen besitzen, werden ausgefüllt “by a very delicate tissue”.

Das Gewebe nun, welches die blasigen Erhebungen, die Pflaster aufbaut, setzt sich zusammen aus dicht nebeneinander liegenden stark gefältelten Fibrillen und Lamellen, welche auf Transversalschnitten annähernd parallel verlaufen. Legt man aber einen Tangentialschnitt hindurch (Textfig. 28), so findet man ein dichtes Netzwerk von nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern, in dem sich hier und da Kerne, Muskelfasern und selten Gefäße erkennen lassen. Zwischen den Faserzügen und Lamellen befinden sich große und kleine vacuolenartige Hohlräume.



Textfig. 28.
Mastigoteuthis Hyorti: Flächenschnitt durch die Haut.

Betrachtet man die Faserzüge auf einem Querschnitt, so findet man, daß sie dort, wo eine Furche in die Haut einschneidet enger aneinander gedrängt sind, als sonst und gegen deren Boden hin verlaufen, unter dem aber eine dünne Lage des Gewebes ungestört hinweg zieht.

Eine Erklärung für die physiologische Bedeutung der Haut-

pflasterung gibt Lönnberg (1898), und es sei gestattet diese Stelle hier wörtlich anzuführen, wenn damit auch nicht gesagt sein soll, daß diese Deutung eine befriedigende ist. Er schreibt auf Seite 59: "I think, that it is an arrangement of adaption with regard to the hydrostatic pressure, when the animals descend to great depths. The papillae are rather strongly innerved and provided with muscular elements by which the tension of the organ may be regulated. It seems therefore probable, that it has, at least partly, a sensory function, and that this consists in helping the animal to apprehend the strength of the hydrostatic pressure."

6. Hautorgane.

Im Gegensatz zu *Mastigoteuthis glaukopis* kommen bei *M. Hyorti* keine Leuchtorgane in der Haut vor, aber kleine kegelförmige Höcker,



Textfig. 29.
Tremoctopus violaceus: Hautorgan.

die den von Chun (1910) bei *M. cordiformis* beschriebenen homolog sind, aber hier einen etwas komplizierteren Bau zeigen. Sehr überrascht war ich, als ich bei *Tremoctopus violaceus* die Haut von Gebilden übersät fand, die denen von *M. cordiformis* in weitgehendem Maße ähnelten. Anfangs glaubte ich, daß sie von den Forschern übersehen

worden seien; indessen fand ich in einer Arbeit von H. MÜLLER (1853) eine diesbezügliche Angabe. Er schreibt: »konische Papillen auf der Haut kommen bei *Tremoctopus violaceus* vor. Sie bestehen aus einem netzartig-blasigen Gewebe, welches auch sonst vorkommt und bei den ganz durchsichtigen Arten fast ausschließlich die oberflächliche Substanz bildet.« Näher geht er nicht auf den Bau dieser Gebilde ein, und ich habe auch nirgends etwas darüber finden können.

Legt man einen Längsschnitt durch einen solchen kegelförmigen Höcker von *Tremoctopus violaceus*, so erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 29), daß er sich aus einer Anzahl von Zellen aufbaut, die einen großen, rundlich ovalen Kern besitzen und durch eine ziemlich dicke, stark lichtbrechende Membran voneinander getrennt sind. Diese Membran überzieht die ganze Oberfläche der Höcker und greift auch auf die Haut über, indem sie unter dem Epithel eine kontinuierliche Lamelle bildet. Da die Epithelzellen meist abgescheuert sind und nur selten an der Basis der Organe, die sie ursprünglich überzogen, erhalten sind, bildet wahrscheinlich diese Lamelle einen Schutz für das darunter liegende Cutisgewebe. Des öfteren findet man, daß die Zellen gegen die Spitze der Höcker weitlumiger sind als an der Basis, und daß sie dann besonders gut den großen Kern erkennen lassen.

Bei keinem andern untersuchten Octopoden (*O. vulgaris*, *O. defilippi*, *Eledone moschata*, *Tremoctopus atlanticus*) ist es mir gelungen, ähnliche Bildungen der Haut nachzuweisen. Hingegen fand ich sie, wie schon erwähnt, bei *Mastigoteuthis Hyorti* (Taf. XV, Fig. 3). Sie zeigen hier einen etwas komplizierteren Bau als bei *M. cordiformis* und *Tremoctopus violaceus*, ähneln aber ersteren insofern mehr, als sie ebenfalls aus sehr flachen lang gezogenen Zellen bestehen und ungefähr die gleiche Größe haben, hierin also den Hautorganen von *Tremoctopus* nachstehen, obgleich auch diese mit bloßem Auge nicht wahrnehmbar sind. Sie repräsentieren sich sonach als kegelförmige Gebilde, die etwas schlanker gebaut sind als diejenigen von *M. cordiformis*, deren Basis sich jedoch schüsselförmig verbreitert, und aus deren Mitte der centrale Kegel emporragt. Ein Längsschnitt ergibt ein Bild, wie es auf Taf. XV in Fig. 2 dargestellt ist. In der Ringförmigen Vertiefung, welche den Centralkegel umgibt, sind oft noch die Epithelzellen erhalten geblieben, die ursprünglich das ganze Gebilde überzogen. Die Zellen, welche das Organ aufbauen, sind sehr flach und leicht gebogen. Sie lassen selten einen Kern erkennen und sind auch schwer voneinander zu trennen, zumal ihnen eine so starke Mem-

bran fehlt, welche die Hautorgane von *Tremoctopus violaceus* auszeichnet. Wie man auf Querschnitten durch den Centralkegel erkennt, sind sie konzentrisch um eine ideale Hauptachse angeordnet. Gegen die Basis zu nehmen die Zellen mehr und mehr eine zur Oberfläche schräge und in der Basalscheibe schließlich senkrechte Stellung ein.

Im übrigen ist die Gestalt der Organe nicht ganz gleichartig; man findet bei einigen eine breitere Schüssel als bei andern, deren Dicke auch erheblichen Schwankungen unterworfen sein kann. Sie setzen sich scharf von dem sie umgebenden Cutisgewebe ab, in das die Basalscheibe etwas eingesenkt ist. Wie bei *M. cordiformis* so handelt es sich auch hier um »ein modifiziertes Bindegewebe der Unterhaut«. Es ist mir nie gelungen Entwicklungsstadien von ihnen festzustellen, sondern stets fand ich sie in der definitiven Form, in nicht sehr großer Menge über die Haut verstreut, vor. Eine größere Ansammlung von ihnen läßt sich an den Wänden der Hautfurchen nachweisen.

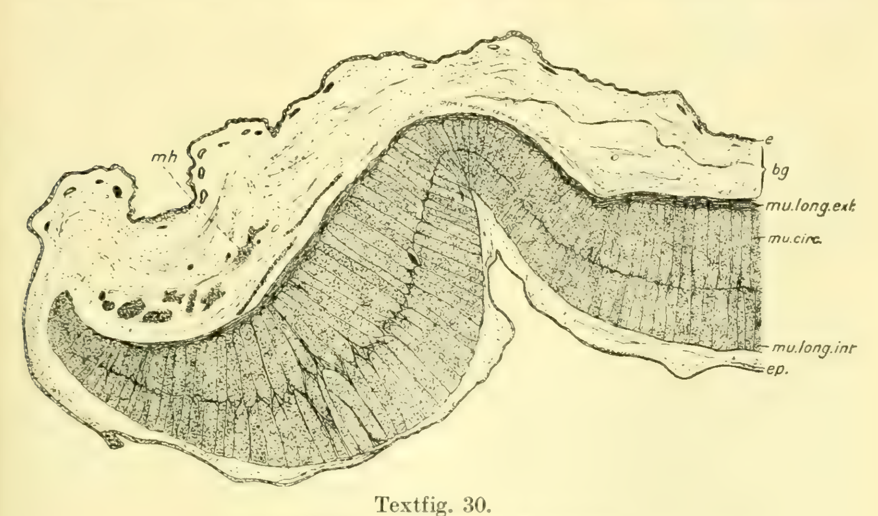
Welche Funktion diesen Organen, die rein äußerlich betrachtet lebhaft an die Placoidschuppen der Selachier erinnern, zukommt, ist schwer zu sagen. Anfangs hielt sie Chun für kleine Leuchtorgane, indessen fand er diese Annahme nicht bestätigt, »da ihnen alle charakteristischen Nebenapparate fehlen«, welche sonst die Leuchtorgane aufzuweisen haben.

7. Die Hautmuskulatur.

In das Bindegewebe der Cutis ist die Hautmuskulatur, zu der auch die contractilen Ausläufer der Chromatophoren zu rechnen sind, eingebettet. Sie weist bei den verschiedenen Formen sehr weitgehende Verschiedenheiten auf. Einmal kann sie ein unregelmäßiges Geflecht von kreuz und quer verlaufenden Fasern bilden, wie es z. B. bei *Chirotheutis imperator*, *Rossia macrosoma* und *Todaropsis veranyi* der Fall ist, wobei allerdings bei der letzteren Form eine gewisse Differenzierung insofern eingetreten ist, als die in der Längsrichtung verlaufenden Muskelfasern als etwas dickere Stränge deutlicher hervortreten als die andern. Ein andermal besteht sie aus größeren gesonderten Muskelkomplexen. So hat *Stenoteuthis* in den tieferen Schichten der Cutis eine dicke Lage von diagonalen Fasern aufzuweisen, über der ein dünneres aber dichteres Geflecht von hauptsächlich in der Längsrichtung verstreichenden Muskelfasern liegt. Sehr schwach entwickelt ist die Hautmuskulatur von *Sepia officinalis*, wo man nur selten vereinzelte

Muskelbündel in der Haut findet, die zum größten Teil parallel dem Mantelrande verlaufen.

Eine regelmäßigere Anordnung als bei den oben genannten Formen trägt die Hautmuskulatur von *Doratopsis sagitta* zur Schau. Es liegt hier unter dem Epithel zunächst eine dünne, fast einschichtige Lage von ringförmig verlaufenden Fasern; darunter folgt eine solche von Diagonalfasern und schließlich eine letzte von Längsfasern. Ein ähnliches Verhalten zeigt *Bolitaena*, nur fehlen hier die Diagonalfasern. Dafür kommen aber bei dieser Form noch besonders hervortretende stärkere Muskelbündel vor, die ein ziemlich regelmäßiges weitmaschiges Netz bilden. Ein ähnliches aus großen rechteckigen Maschen



Textfig. 30.

Octopus vulgaris: Längschnitt am Mantelrand.

bestehendes Hautmuskelnetz findet sich bei *Tremoctopus atlanticus* und *T. violaceus*.

Außer der mehr oder weniger als diffus zu bezeichnenden Hautmuskulatur findet man im Cutisgewebe auch Muskelfasern, die sich zu bedeutenden Komplexen zusammenscharen und dann eine bestimmte Funktion zu erfüllen scheinen. Derartige Fälle finden sich bei *Octopus vulgaris* (Fig. 30), *Tremoctopus violaceus* und bei *Sepietta minor*. Bei den erstgenannten Formen fallen in der Nähe des Mantelrandes große Muskelbündel (*mh*) von länglich ovalem oder rundem Querschnitt auf, deren weitaus größte Zahl parallel dem Mantelrande verläuft. Ihre lokale kräftige Entwicklung läßt den Schluß auf eine bestimmte physiologische Bedeutung zu. Jedenfalls spielen diese Muskel eine nicht

unbedeutende Rolle bei der Kontraktion des Mantels, sei es bei der durch Rückstoß erfolgenden Fortbewegung oder bei der Atmung, indem sie dahin wirken, daß der Mantelrand bei ihrer Kontraktion fest gegen Trichter und Collaris angepreßt und ein Entweichen des Wassers seitlich vom Trichter verhindert wird. An zwei Exemplaren von *Eledone moschata*, die sich längere Zeit im Aquarium des Zoologischen Institutes in Leipzig hielten, konnte ich sehr gut beobachten, wie der Mantelrand jeder der rhythmischen Kontraktionen des Mantels um eine geringe Zeit vorauseilt, um sich fest an Trichter und Collaris anzuschmiegen.

Was nun das Vorkommen größerer Hautmuskel bei *Sepietta minor* anbelangt, so ist hier ein Zusammenhang mit der Flossenbewegung nicht zu verkennen. Dort, wo die Flosse mit ihrer Basis am Flossenknorpel inseriert, treten an sie zwei Muskel heran, von denen der eine nach der dorsalen (Taf. XV, Fig. 1 *mu.pin.sup.*), der andre nach der ventralen (*mu.pin.inf.*) Seite hin verstreicht. Beide liegen über dem Flossenknorpel nach außen zu und stehen mit diesem selbst in keiner Verbindung. Während nun der ventralwärts gelegene dieser beiden Muskel nicht sehr lang ist, da seine Fasern bald in die Ringmuskulatur des Mantels übergehen an einer Stelle, wo Längsfasern nicht nachweisbar sind, erstreckt sich der obere über den ganzen Rücken hin und geht in den gleichen Muskel der andern Seite über. Wenn er auch in der Mitte des Rückens ziemlich schwach ist, so läßt er sich doch ganz unzweideutig von der einen nach der andern Seite hin verfolgen. Unter dem ventralen Muskel liegt noch ein breiter bandförmiger (x), der in der Längsrichtung verstreicht, sich nach vorn und hinten verschmälert und allmählich zuspitzt. Während er nach hinten ein Stück über das Ende des Flossenknorpels hinausreicht und sich hier direkt auf die äußere Längsmuskulatur des Mantels auflegt, tritt er in der Mitte der vorderen Hälfte des Flossenknorpels an diesen heran und zwar an dessen Außenseite, wo er spitz auslaufend bald endigt, ohne das vordere Ende des Knorpels erreicht zu haben. Ob diesem Muskel, der immerhin eine beträchtliche Größe erlangt, eine bestimmte Aufgabe bei der Flossenbewegung zufällt, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber repräsentieren die beiden andern Muskel einen Flossenheber und Senker.

Ein besonderes System der Hautmuskulatur stellen die Chromatophorenmuskel dar. Über ihre physiologische und morphologische Bedeutung hat sich eine weitgehende Diskussion entsponnen, die durch die Untersuchungen von Chun (1902) an *Bolitaena* dahin entschieden

wurde, daß wir es hierbei mit Differenzierungen einer einzigen Bindegewebszelle der Unterhaut zu tun haben, welche durch pseudopodienartige Ausläufer die Chromatophorenmuskel aus sich heraus bildet. Ich gestatte mir auf diese Arbeit zu verweisen und möchte nur hinzufügen, daß CHUN bei *Bolitaena* keine distalen Verästelungen der Radiärfasern der ausgebildeten Chromatophoren fand, während ich dieses Verhalten bei *Chiroteuthis*, *Desmoteuthis*, *Doratopsis* und *Brachioteuthis* vorfand. Die Chromatophorenmuskel von *Brachioteuthis Riisei* zeichnen sich dadurch aus, daß die einzelnen Fasern sehr stark sind und einen Aufbau aus vielen parallel laufenden Fibrillen sehr gut erkennen lassen. Sie gabeln sich schon in geringer Entfernung vom Chromatophorenkörper dichotom.

Es sei noch erwähnt, daß ich einige merkwürdige Bilder bei der Betrachtung der Chromatophoren von *Chiroteuthis imperator* erhielt. Man findet hier oft um sie herum einen eigentümlichen zackigen Ring, der von dichter oder dünner gelagerten Pigmentkörnchen gebildet wird, und man bekommt den Eindruck, als sei bei der einer starken Expansion der Chromatophore folgenden Kontraktion, einiges Pigment an der Peripherie zurückgeblieben.

8. Die Innervierung des Mantels.

Für die Innervierung des Mantels kommen bekanntlich die beiden Pallialnerven in Betracht, die vom Ganglion viscerale entspringen, die Leberkapsel durchbrechen und in ihrem weiteren Verlauf das Ganglion stellatum bilden. Bei manchen Formen sind beide Stellarganglien durch eine Commissur verbunden, die ich für *Mastigoteuthis Hyorti* nachweisen konnte. Meist liegt dieses Ganglion der Innenseite des Mantels auf und wird von seinem inneren Epithel überzogen. Indessen kann es auch Veränderungen in seiner Lage erleiden. So fand ich bei *Pterygioteuthis Giardi*, daß es dem Retractor capitis lateralis aufliegt, von dem aus es seine Äste nach dem Mantel entsendet. JOUBIN (1900, Fasc. XVII, Taf. XII, Abb. 6) gibt eine Darstellung des Trichterschließapparates und der benachbarten Partien von *Heteroteuthis dispar* und bildet dabei das linke Stellarganglion so ab, als läge es auch hier auf dem Mu. retractor capit. lat. Meine Befunde stimmen indessen damit nicht überein, insofern eine Querschnittserie zeigt, daß bei *Heteroteuthis* die Mantelganglien das normale Verhalten repräsentieren, d. h. der Innenfläche des Mantels aufliegen und von dessen Epithel überzogen werden.

Bei Formen, die einen Musc. adductor pallii lateralis besitzen,

bildet dieser in der Regel eine Scheide für den Nervus pallialis, und das Stellarganglion liegt dann an der ventralen Seite des Muskels in dem Winkel, den dieser an seiner Ansatzstelle mit dem Mantel bildet. Als Beispiel hierfür sei *Tremoctopus atlanticus* erwähnt.

Vom Ganglion stellatum aus dringen eine Reihe von Nervensträngen in die Mantelmuskulatur ein, wo sie sich reichlich zu feinen Ästchen verzweigen. Hillig (1912) behandelt diese Verhältnisse bei Schilderung des Nervensystems von *Sepia officinalis*.

Sehr viele Versuche habe ich angestellt um mit den verschiedensten Färbungsmitteln an dem konservierten Material die Endverzweigungen der Nerven in der Mantelmuskulatur und in der Haut darzustellen; es ist mir aber, selbst mit der Goldmethode, nie gelungen. Ich konnte infolgedessen auch nicht, wie beabsichtigt, auf das von Chun (1902) bei *Bolitaena* geschilderte Nervennetz eingehen, das ich an mir zum Studium überlassenen Präparaten außerordentlich deutlich erkennen konnte, und das ich auch bei andern Formen zu finden hoffte. Selbst ein in Osmiumsäure konserviertes Exemplar von *Doratopsis sagitta* war nicht hierfür geeignet. Nur bei *Desmoteuthis* konnte ich die weitgehende Verästelung der Mantelnerven am ungefärbten Präparat erkennen. Betrachtet man ein Stück des Mantels dieser Form, welches mit Glyzerin aufgehellt ist, unter dem Mikroskop, so fallen sie als hell leuchtende Stränge auf, die sich deutlich von der Umgebung abheben und sich in ihren stärkeren Zweigen bis zum Stellarganglion zurückverfolgen lassen. Die letzten feinen Verzweigungen treten in die Haut ein und bilden hier in der Cutis ein dichtes unregelmäßiges Netzwerk. Ganglienzellen, wie sie Chun in der Hautnervatur von *Bolitaena* fand, vermochte ich hier nicht nachzuweisen; ich habe auch, wie schon erwähnt, dieses Netz nicht färberisch darstellen können, weshalb ich verhindert bin, näher darauf einzugehen.

Anhang.

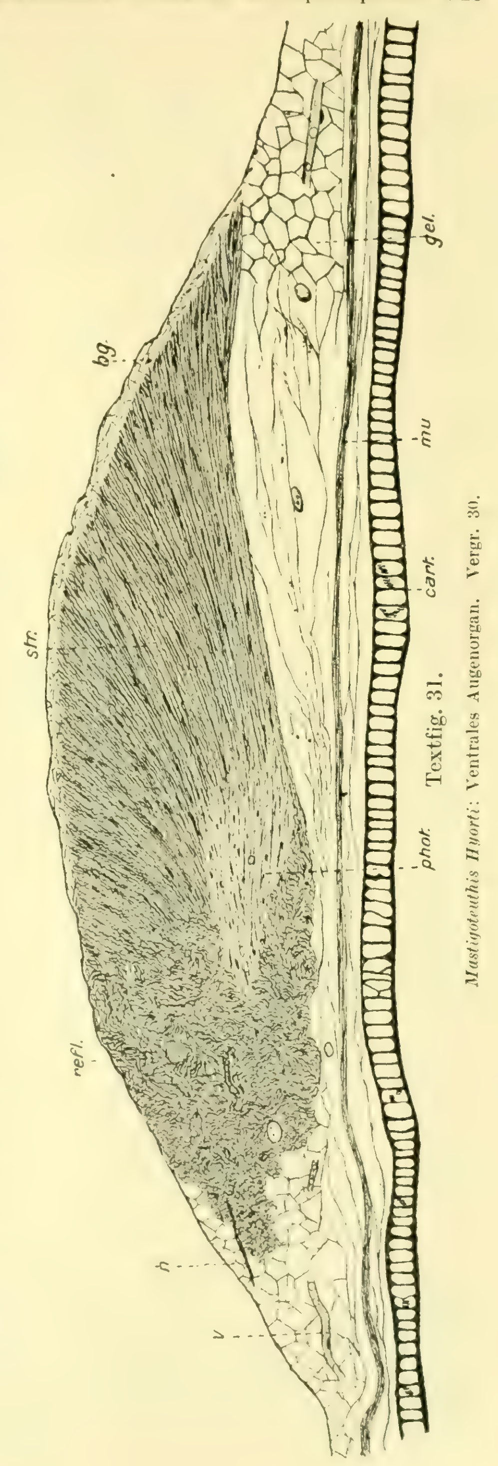
Zwei Leuchtorgane von Mastigoteuthis Hyorti.

Am Augenbulbus von *Mastigoteuthis Hyorti* lassen sich zwei Leuchtorgane nachweisen, welche in seiner Äquatorlinie, das eine ventral, das andre nach vorn zu gelegen sind. Sie fallen schon durch ihre lebhafte orangegelbe Färbung und besonders das vordere durch seinen goldigen Glanz auf. Schon bei Lupenbetrachtung erkennt man an beiden einen feinfaserigen Habitus und sieht feine Nervenästchen und große Blutgefäße herantreten (Taf. XV, Fig. 4). Sie bilden flache

Erhebungen, beim vorderen flacher als beim Ventralorgan, und ihre Dimensionen betragen bei ersterem 4 : 1,5 mm, bei letzterem 5 : 3 mm.

Die Annahme, daß der histologische Bau dieser Leuchtorgane demjenigen des ventralen Augenorganes von *M. glaucopsis* ähnlich sei, hat sich nicht bestätigt, sondern sie zeigen vielmehr merkwürdige Ähnlichkeiten mit den Augenorganen von *Abraliopsis Morisii.*

Legt man nun einen Längsschnitt zunächst durch das Ventralorgan (Fig. 31), so ergibt es sich, daß es einen centralen Leuchtkörper (*phot*) besitzt, der aus langgezogenen schlauchförmigen Zellen besteht, deren Grenzen sich nur in der Peripherie deutlich nachweisen lassen, während sie im Centrum nur schwer zu erkennen sind. Sie enthalten ein fein granuliertes Protoplasma mit großem Kern und verstreichen alle nahezu parallel der Längsachse des Organes, wobei sie sich nach vorn zu teilweise zwischen die Faserzellen der Linse einschieben. Im Centrum sind sie mehr verrundet und auch vieleckig gestaltet. Sie werden von einer großen Anzahl feiner Blutcapillaren (*v*) (Taf. XV, Fig. 5) umsponnen, welche größtenteils von hinten her an das Organ herantreten.



Textfig. 31.
Mastigoteuthis Hyorti: Ventrales Augenorgan. Vergr. 30.

Der Leuchtkörper des vorderen Organs (Taf. XV, Fig. 6) läßt den gleichen Bau erkennen, nur ist er im Verhältnis zum ganzen Leuchtorgan größer als beim Ventralorgan, und seine Zellen sind nur in den äußersten Partien schlauchförmig gestaltet, während sie im Centrum kürzer und breiter sind.

Eine Pigmenthülle fehlt beiden Organen, indessen wird sie durch das blauschwarze Retinapigment hinreichend ersetzt.

Der goldige Glanz, der besonders an dem vorderen Organ auffällt, läßt auf die Anwesenheit eines Reflectors schließen. So zeigen denn auch die Schnitte, daß es sich hier um ein Gewebe handelt, das aus dünnen, stark gefältelten Lamellen besteht (*refl*), und welches beim Ventralorgan den hinteren, beim vorderen Organ (nach der Orientierung des ganzen Tieres!) den unteren Teil erfüllt und an den Leuchtkörper angrenzt. Die einzelnen Lamellen sind gut zu erkennen und bilden nach allen Richtungen hin verlaufend ein dichtes Gewirr. Zwischen ihnen erkennt man Kerne in ziemlicher Anzahl (s. Taf. XV, Fig. 7). Außerdem verstreichen im Reflector feine Kanälchen, die sich auf Schnitten zuweilen als helle Linien darstellen, und die gegen den Leuchtkörper konvergieren. Ich konnte darin ziemlich kräftige Nervenfasern (Taf. XV, Fig. 7 *n*) nachweisen, welche den Leuchtkörperzellen zustreben.

Den größten Anteil am Aufbau der Leuchtorgane nehmen aber Zellen, welche als Linsenzellen aufzufassen sind. Es handelt sich um lange dünne Zellen (*str*), welche faserförmig vom Leuchtkörper ausstrahlen. Ihre Kerne sind sehr lang und lassen sich sehr gut erkennen. Während sie sich in der unteren, d. h. dem Bulbus aufliegenden Region, als glatte seidenglänzende Fasern erweisen, sind sie in dem Teil, der dem Reflector benachbart ist, stark gefältelt, so daß man eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht ziehen kann. Auch der Übergang von den glatten zu den gewellten Linsenfasern vollzieht sich allmählich.

Die Außenseite des Teiles, welche die Linse repräsentiert, wird von einer dünnen Schicht feinfaserigen Bindegewebes (Fig. 31 *bg*) überdeckt, welches der Cutis entstammt. Über dem Reflector fehlt es.

Die Organe werden umrandet von einem gallertigen Gewebe (*gel*), welches eine außerordentlich, besonders gut in der Flächenansicht hervortretende, regelmäßige Wabenstruktur erkennen läßt, die sich aber mit der Entfernung von ihnen bald verliert. In diesem Gewebe verlaufen reichlich Blutgefäße (*v*) und wenige Muskelfasern, und wie schon erwähnt, lassen sich Nervenästchen (*n*) am ungefärbten Prä-

parat bereits deutlich erkennen. Unter den Leuchtorganen findet sich eine feine Muskellamelle (*mu.*), die ihrerseits dem Knorpel des Augenbulbus (*cart*) aufliegt.

II. Abschnitt. Vergleichend anatomische Untersuchungen.

I. Teil: Die Körpermuskulatur.

Bei der Untersuchung der Körpermuskulatur der mir zur Verfügung stehenden Cephalopoden bin ich von dem Gesichtspunkt ausgegangen, die einzelnen Muskel an der Hand der Darstellungen, wie wir sie von Chun (1910), Appellöf (1898), Brock (1882, 1880) und andern besitzen, zu präparieren und eventuell zu schneiden, um dann etwaige bisher nicht berücksichtigte Tatsachen hier in den Vordergrund zu stellen.

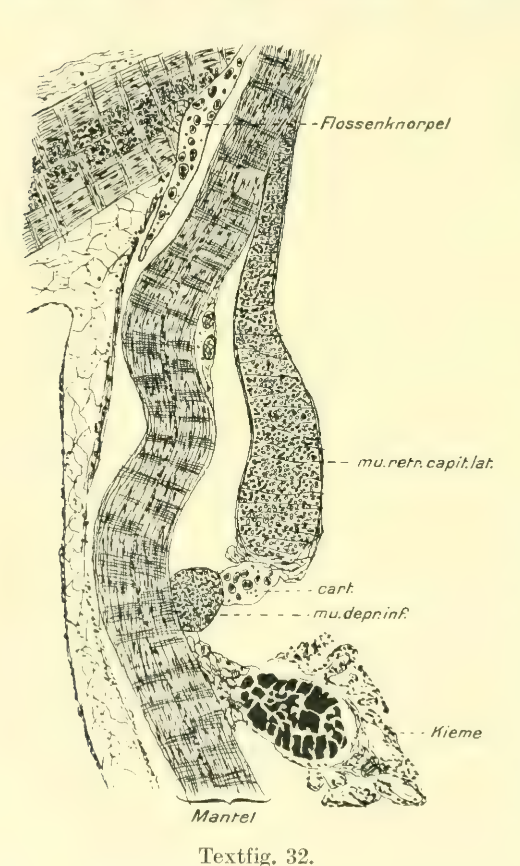
1. Musculus depressor infundibuli und Musc. retrator capitis lateralis.

Es empfiehlt sich, diese beiden Muskel zusammen zu behandeln, da sie an ihrem hinteren Ende in enge Beziehung zueinander treten.

Öffnet man die Mantelhöhle irgendeines dibranchiaten Cephalopoden, so fallen sofort die Trichterdepressoren in die Augen. Während sie an ihrem hinteren Ende manche Verschiedenheiten in bezug auf die Art ihres Ursprungs erkennen lassen, geschieht die Verwachsung mit dem Trichter im allgemeinen stets auf die gleiche Weise. Jeder der Depressoren strahlt bekanntlich in größerer oder geringerer Breite in die dorsale Trichterwand aus, während er an seiner ventralen Kante in besondere Beziehung zum Trichterknorpel tritt. Wo nämlich dieser am dicksten ist und auf einem kleinen Bezirk die Trichtermuskulatur vollständig verdrängt, so daß er, die Trichterwand durchbrechend, an dessen Innenseite hervortritt, verwächst mit ihm die ventrale Kante des Depressor infundibuli, welcher somit an dem Knorpel einen festen Stützpunkt findet. Aber auch am andern Ende dieses Muskels findet sich ein Knorpel, den ich zuerst bei *Heteroteuthis dispar* auffand und dann auch bei andern Formen nachweisen konnte und zu dem in gleicher Weise der Musc. retractor capitis lateralis in Beziehung tritt.

Legt man nämlich bei *Heteroteuthis dispar* Schnitte durch die hintere Körperregion, so findet man jederseits zwei griffelförmig gestaltete Knorpel, die in ihrem mittleren Teile etwas verdickt und hakenförmig am vorderen Ende nach innen gebogen sind. Ihre hintere Hälfte ist mit dem Mantel verwachsen, während die vordere aus ihm heraustritt. Man trifft jeden dieser Knorpel, die eine Anzahl lebhaft

in Teilung begriffener großer Knorpelzellen enthalten, von vorn nach hinten fortschreitend zunächst ungefähr in der Höhe des hinteren Randes des Stellarganglions, seitlich von der ventralen Kante des Retractor capit. lat. und der dorsalen Seite des Depressor inf., wodurch er eine Verbindung zwischen den beiden genannten Muskeln herstellt. Zwischen ihnen zieht er seinerseits nach hinten und greift dabei mehr und mehr um die Kante des Retractor capit. lat. nach dessen Innenfläche herum. Dort, wo der Depressor inf. sein Ende findet, indem seine Fasern mit dem Mantel verschmelzen, liegt der Retractor cap. lat. der Innenseite desselben dicht an, so daß nun auch der Knorpel in den Mantel eintritt, und je mehr dieser Muskel an Stärke abnimmt, um so inniger mit ihm verwächst. Dort, wo der Muskel endigt, durchbricht der Knorpel die Mantelmuskulatur, um hier ebenfalls sein Ende zu finden. In Fig. 32 ist ein Schnitt durch den Knorpel und die beiden Muskel dargestellt, der diese Verhältnisse veranschaulichen soll.

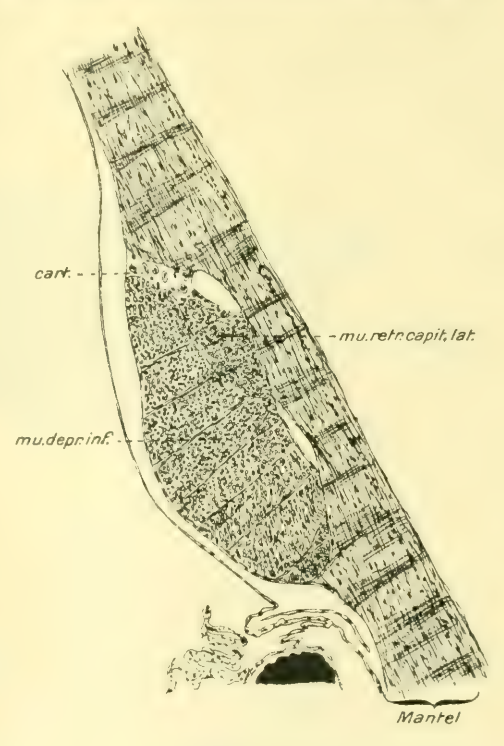


Textfig. 32.

Heteroteuthis dispar (Erklärung im Text).

Ein dem soeben geschilderten Knorpel homologes Gebilde läßt sich bei *Sepietta minor* nachweisen (Textfig. 33), wo er allerdings bedeutend kleiner ist als bei *Heteroteuthis*, aber auch nicht aus dem Mantel heraustritt. Um seine Lage zu charakterisieren muß zunächst auf den Verlauf der beiden Muskel an ihrem hinteren Ende etwas eingegangen werden. Bei *Sepietta* verstreicht im umgekehrten Verhältnis zu *Heteroteuthis* der Depressor infundibuli weiter nach hinten als der Retractor capit. lat., welch letzterer um die dor-

sale Seite des Depressor herumgreift und so mit seinem spitz ausgezogenen Ende zwischen diesen und die Innenseite des Mantels zu liegen kommt, aus dem er seine Fasern empfängt. So ergibt es sich, daß man auf Schnitten von außen nach innen folgende nebeneinanderliegende Partien unterscheiden kann: Mantel, Retractor capit. lat., Depressor inf. Der Retractor ist nun in der Nähe seiner Ursprungsstelle mit der nach außengerichteten Fläche mit dem Mantel verwachsen, ist aber deutlich von ihm auf Schnitten zu unterscheiden, während die Innenfläche sich dicht an den Depressor anlegt, welcher seinerseits mit einem Teil seiner Außenfläche und der ventralen Kante mit dem Mantel verwächst. Die beiden dorsalen Kanten beider Muskel laufen parallel und sind gegen einen kleinen Vorsprung der Mantelinnenseite gerichtet. Der Zwischenraum zwischen diesem und den Kanten beider Muskel wird nun durch einen Knorpel ausgefüllt, der auf Schnitten mit Hämalaunfärbung sehr gut zu erkennen ist, während man ihn bei der Präparation von dem umliegenden Gewebe nicht unterscheiden kann. Er erstreckt sich über das Ende des Retractor capit. lat. hinaus und begleitet den Depressor inf., an dem er seine größte Stärke erreicht. Wo auch dieser sein Ende findet, ist er noch als dünne Platte an der Innenseite der Mantels nachweisbar.



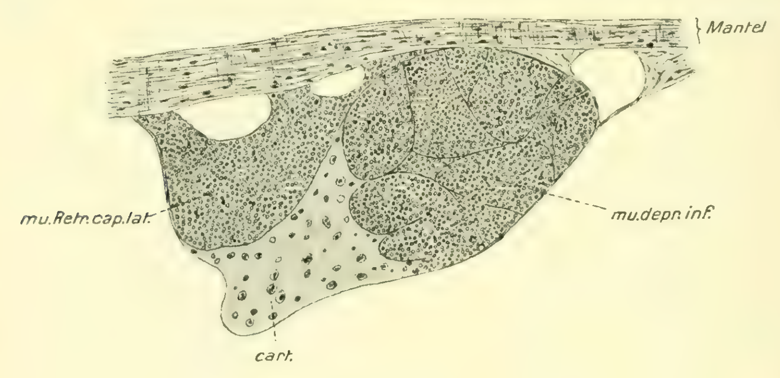
Textfig. 33.

Sepietta minor (Erklärung im Text).

Recht ansehnlich entwickelt ist der Knorpel bei *Rossia macrosoma* (Textfig. 34). Wie bei *Sepietta* liegt er auch hier mit seinem hinteren Ende als dünne Platte der Innenseite des Mantels auf, tritt aber nach vorn aus diesem heraus und bildet eine trichterförmige

Scheide um die terminale Spitze des Depressor infundibuli, mit dem er im Innern innig verwachsen ist. Je weiterer sich nach vorn erstreckt, um so dicker wird er an der nach innen gewendeten Seite des Depressor, wobei er sich schließlich vollständig vom Mantel emanzipiert. Hier tritt er aber auch an das Ende des Retractor capit. lat. heran und stellt so die Verbindung zwischen beiden Muskeln her. Weiter nach vorn umgreift er die ventralwärts gerichtete Fläche des Retractor als dünner Beleg und verschwindet bald.

Während ich diesen Knorpel noch bei *Tremoctopus violaceus*, wo er eine ganz beträchtliche Größe erlangt und schon bei der Präparation ins Auge fällt, und bei *Abraliopsis Morisii* nachweisen konnte, fehlt



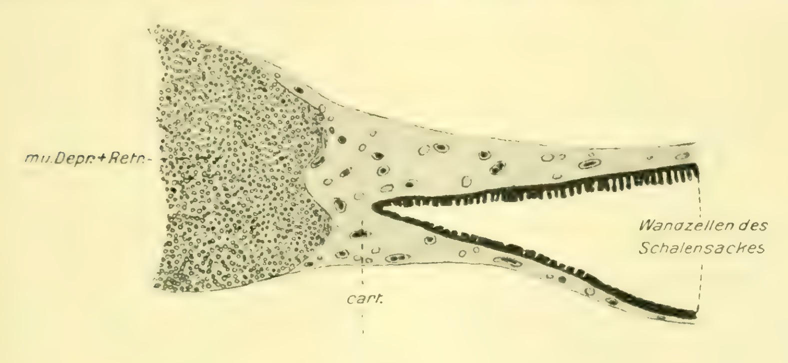
Textfig. 34.
Rossia macrosoma (Erklärung im Text.)

er bei *Tremoctopus atlanticus, Loligo marmorae, Sepia officinalis, S. elegans, Pterygioteuthis Giardi.*

Was nun die Frage seiner Entstehung anbelangt, so kann uns *Abraliopsis Morisii* hierüber Aufschluß geben. Die beiden Muskel entspringen bei dieser Form mit gemeinsamem Stamme von den seitlichen Partien der Wand des Schalensackes, ein Verhalten, welches als normales z. B. für *Sepia officinalis, Pterygioteuthis Giardi* u. a. gilt. Bei *Abraliopsis* hat sich nun aber an den seitlichen Kanten des Schalensackes nach außen hin Knorpelgewebe entwickelt, welches auf dessen dorsale und ventrale Fläche übergreift (Fig. 35) und sich zwischen das Ende der beiden vereinigten Muskel und den Schalensack einschiebt. Dieser Knorpel hat sich nun jedenfalls bei den andern Formen vom Schalensack emanzipiert und ist an der Innenfläche des Mantel mehr nach dessen Seitenteilen hin gewandert, wobei ihm die beiden

Muskel gefolgt sind. Diese Wanderung kann nicht befremdlich erscheinen, wenn man bedenkt, daß APPELLÖF (1898) für *Idiosepius* nachgewiesen hat, daß der Trichterdepressor mit seinem Ursprungskopf »fast vollständig auf den Eingeweidesack, d. h. auf die muskulöse Leberkapsel gerückt ist, während er sonst bei den andern Formen hauptsächlich vom Mantel entspringt«.

Eine Verknorpelung am Schalensack von *Chiroteuthis imperator* schildert CHUN (1910). Allerdings dient dieser Knorpel hier als Flossenknorpel und er tritt auch auf der dorsalen Fläche des Schalensackes auf, indessen ist es möglich, daß die sehr feinen zugespitzten Lamellen, in die die Depressoren des Trichters nach ihrer Vereinigung



Textfig. 35.
Albraliopsis Morisii (Erklärung im Text).

mit den seitlichen Retractoren des Kopfes auslaufen, auch an dem Knorpel inserieren und dann könnte man ihn dem von *Abraliopsis* homolog erachten. Leider gestattete mir der ungünstige Erhaltungszustand des mir zur Verfügung stehenden Exemplars keinen ganz sicheren Aufschluß.

Es scheint, daß sich ein ähnliches Gebilde auch bei *Nautilus* findet, denn WILLEY (1902) erwähnt bei ihm eine hornige Membran, die mit einem Hornring zusammenhängt und durch deren Vermittlung sich die Retractoren an die Schale ansetzen.

Sowohl der Depressor infundibuli als auch der Retractor capit. lat. können bei den einzelnen Formen inbezug auf Stärke der Ausbildung und auf ihren Verlauf ziemlich variieren. Im allgemeinen sind sie bei Myopsiden und Octopoden kräftig entwickelt und fallen bei Eröffnung der Mantelhöhle sofort auf. Bei *Tremoctopus* sind die Depressoren des Trichters so mächtig entwickelt, daß die seitlichen

Retractoren des Kopfes nur wie eine Abzweigung der ersteren erscheinen. Bei den Oegopsiden sind sie gewöhnlich nicht so groß und lamellenartig verdünnt, was mit der zarten Körperbeschaffenheit der meisten dieser Formen zusammenhängt. Am kräftigsten entwickelt fand ich sie bei *Todaropsis*, wo sie beide innig am hinteren Ende verwachsen, so daß man sie auch mikroskopisch nicht mehr voneinander unterscheiden kann. Auch bei *Abraliopsis* und *Brachioteuthis* erweisen sie sich als sehr ansehnlich, wobei aber für letztere Form eine bandförmige Verbreiterung der Depressoren charakteristisch ist, die CHUN (1910) eingehend schildert und auf deren Beziehung zu den Cranchiiden und Chiroteuthiden hinweist, wobei er sich gleichzeitig über die auffallende Ummodelung des gesamten Trichterapparates bei den ersteren verbreitet. Da ich für *Desmoteuthis* nichts Neues hinzufügen kann, so begnüge ich mich damit, auf jene Ausführungen zu verweisen. Erwähnen will ich nur noch, daß im Gegensatz zu *Chiroteuthis* und *Doratopsis*, wo Depressor und Retractor sehr dünn und bandförmig gestaltet sind, diese Muskel bei *Mastigoteuthis Hyorti* recht kräftig entwickelt sind.

Über den Ursprung des Depressor infundibuli und des Retractor capitis lateralis gibt BROCK (1882) an, daß sie bei *Sepiola* und *Rossia* nebeneinander und nicht mit gemeinschaftlichem Ursprungskopf entspringen. Ehe ich hierauf eingehe, sei es gestattet eine diesbezügliche Schilderung APPELLÖFS (1898) anzuführen. Er schreibt (S. 580): »diese letztgenannten Muskeln (Depr. inf. und Retr. capit. lat.), welche bei *Loligo* und *Sepia* eine durchaus zusammenhängende Insertionsfläche besitzen, trennen sich nämlich bei *Sepiola* und *Rossia* sehr bald voneinander, und der Depressor infundibuli ist unabhängig von der Leberkapsel, d. h. dem Retractor capit. lat. eine Strecke weit mit dem Mantel verwachsen.« Und in seiner Anmerkung heißt es: »leider stimmen meine Befunde über den Ursprung dieser Muskeln und die Verwachsung zwischen Leberkapsel und Mantel nicht mit den Angaben von BROCK überein. BROCK gibt nämlich an, daß bei *Rossia* (*macrosoma*) wie bei *Sepiola* Retractor cap. lat. und Depr. inf. nebeneinander und nicht mit gemeinschaftlichem Ursprungskopf entspringen; dabei soll aber der erstgenannte Muskel nicht wie bei *Sepiola* an seiner Rückenseite mit dem Mantel verwachsen sein. Ich habe zwar nicht *Rossia macrosoma*, dagegen zwei andre Arten untersucht und kann zwischen diesen und den *Sepiola*-Arten keine Unterschiede in dieser Beziehung finden.«

Es handelt sich also zunächst darum, ob bei *Rossia macrosoma* die beiden Muskel an ihrem Mantelursprung vollständig getrennt sind

(Brock) oder ob sie, trotzdem sie sich sehr bald voneinander trennen, einen gemeinsamen Ursprungskopf besitzen (Appellöf). Nach den Schnitten, die ich von *Rossia macrosoma* anfertigte und von denen einer in Fig. 41 abgebildet ist, muß ich die Angabe Brocks bestätigen. Ein gemeinsamer, zusammenhängender Ursprungskopf wird lediglich dadurch vorgetäuscht, daß der Knorpel die beiden Muskel fest zusammenhält, so daß man bei der Präparation den Eindruck einer zusammenhängenden Insertionsfläche bekommt. Was nun aber *Sepiola* anbelangt, so stand mir allerdings nur die nahe verwandte Form *Sepietta minor* zur Verfügung; indessen glaube ich nicht, daß bei *Sepiola* die Verhältnisse anders liegen als bei dieser Form (s. Fig. 33), d. h. daß auch hier beide Muskeln getrennt entspringen und lediglich durch den Knorpel verbunden werden.

In bezug auf die Verwachsung des Retractor cap. lat. mit dem Mantel, fand ich, daß er, wie Appellöf angibt bei *Rossia macrosoma* an seiner Rückenseite mit dem Mantel verwachsen ist, was Brock verneint, und auch für *Sepietta minor* fand ich das gleiche Verhalten vor.

Bei den untersuchten Formen habe ich feststellen können, daß ein getrennter Ursprung der beiden Muskel für *Stenoteuthis Bartramii*, *Brachioteuthis Riisei*, *Rossia macrosoma*, *Sepietta minor* und *Heteroteuthis dispar* charakteristisch ist, während sie bei *Abraliopsis Morisii*, *Pterygioteuthis Giardi*, *Todaropsis Veranyi*, *Mastigoteuthis Hyorti*, *Chiroteuthis imperator*, *Sepia officinalis*, *Loligo marmorae*, *Tremoctopus violaceus*, *T. atlanticus*, *Argonauta argo* und *Octopus vulgaris* innig miteinander verschmelzen, so daß man sie auch auf Schnitten nicht auseinander halten kann.

Im Anschluß hieran will ich nur noch erwähnen, daß ich dem Vorkommen des Knorpels bei *Tremoctopus violaceus* noch eine besondere Bedeutung beimesse. Stimmt man nämlich der Annahme zu, daß die Herkunft dieses Knorpels, wie ich dargelegt habe, vom Schalensack abzuleiten ist, dann bildet er einen Beweis dafür, daß *Tremoctopus* obgleich er keinen Schalensack aufweist, doch von Formen abstammt, die ihn einst besessen haben; denn sonst könnte man hier die Anwesenheit des Knorpels nicht verstehen. Und damit wäre eine neue Stütze für die Ansicht gewonnen, daß die Octopoden von schalentragenden Formen abstammen.

2. Musc. adductor pallii medianus.

Dieser Muskel entspringt bei seiner typischen Ausbildung von der ventralen Mittellinie der Innenseite des Mantels und zieht von da aus

gegen das Rectum, welches er in zwei Schenkel geteilt umfaßt, um dann an der ventralen Fläche des Kopfes an der Basis des vierten Armpaares zu inserieren. Bei Octopoden und Myopsiden steht er in innigem Zusammenhang mit dem vertical zwischen Mantel und Eingeweidesack ausgespannten häutigen Septum. Zuweilen, wie bei *Heteroteuthis dispar* und *Tremoctopus violaceus* ist nur die nach vorn und unten gerichtete Partie dieses Septums muskulös geworden, während sich bei andern Formen, wie *Sepietta minor* und *Rossia macrosoma* eine vollkommene Ummodelung des häutigen Septums in einen kräftigen muskulösen Strang nachweisen läßt. Ein Unterschied des Verhaltens von *Sepietta* und *Rossia* läßt sich aber insofern konstatieren, als bei letzterer der Muskel seine Fasern direkt von den Radiärfasern des Mantels bezieht, ein Verhalten, welches auch für *Tremoctopus atlanticus* und *T. violaceus* charakteristisch ist (s. Fig. 5), während er bei *Sepietta* nur in einer äußerst schmalen Zone mit dem Mantel in dessen ventraler Mittellinie verwächst.

Bei den Oegopsiden ist dieser Muskel meist gering entwickelt, und da er bei ihnen »nicht in das Septum einstrahlt und für die Retraktion des Mantels kaum in Betracht kommt«, schlägt Chun (1910) dafür die Bezeichnung Musc. rectus abdominis vor. So findet man bei *Todaropsis Veranyi* auf der ventralen Fläche des Eingeweidesackes jederseits von der Mittellinie zwei Muskel, welche diese Bezeichnung wohl verdienen, obgleich sie nicht sehr kräftig entwickelt sind. Der der Mediane am nächsten liegende spaltet sich nach vorn in zwei Teile, und neben dem äußeren Schenkel verläuft noch ein sehr kurzer Strang nach der Basis der Kieme hin. Bei *Pterygioteuthis* bildet dieser Muskel ein dünnes zusammenhängendes Band.

Während unter den Myopsiden der Adductor pallii medianus nur für die Sepioladen eigentümlich ist, den übrigen aber fehlt, zeigt er seine stärkste Entwicklung bei den Octopoden, wo er zuweilen noch eine besondere Modifikation erfährt. So findet man z. B. bei *Tremoctopus violaceus*, dort wo der Muskel auf den Eingeweidesack auftrifft und sich in die beiden, das Rectum umfassenden Schenkel spaltet, mehrere Muskelstränge, welche von ihm entspringend auf dem Eingeweidesack jederseits vom Septum nach hinten verlaufen. Auf jeder Seite kann man sechs einzelne Muskelbündel unterscheiden, welche zunächst noch auf der Außenfläche des Adductor pall. med. selbst verlaufen, die Fasern des letzteren kreuzend auf den Eingeweidesack übertreten. Diese Stränge, von denen die beiden inneren die stärksten sind, kommen mit dem Mantel selbst in keine Verbindung. Ein ähnliches Verhalten

wird bei *Argonauta argo* gefunden. Man muß diese Nebenfasern vielleicht einem Muskel homolog erachten, den APPELLÖF (1898) als accessorischen Adductor pall. med. folgendermaßen beschreibt: »Da, wo bei den Octopoden (*O. vulg.* und *Eledone cirrosa*) Mu. add. pall. med. mit seinem Vorderrand von der Bauchseite des Mantels entspringt, entspringt auch ein andrer, dünner Muskel, der sich gleich teilt und auf beiden Seiten des Add. pall. med. verläuft, die Fasern des letzteren kreuzend. Dieser Muskel ist wie der Add. pall. med. überhaupt, bei den höheren Octopoden mit der Leberkapsel verwachsen. Bei den Octopoden ist aber das Muskelstratum bedeutend dünner und schwächer als bei *Sepiadarium* und hängt bei den Octopoden so fest mit dem Add. pall. med. zusammen, daß es nur den Eindruck eines äußeren Teiles dieses Muskels macht und wohl auch in der Tat so ist, während die entsprechende Bildung bei *Sepiadarium* sehr lose mit dem Add. med. vereinigt ist und vollständig den Eindruck eines besonderen Muskels macht.« Die Nebenfasern bei *Tremoctopus* unterscheiden sich also nur darin von den eben geschilderten, daß sie, wie schon erwähnt, ihren Ursprung nicht direkt vom Mantel nehmen.

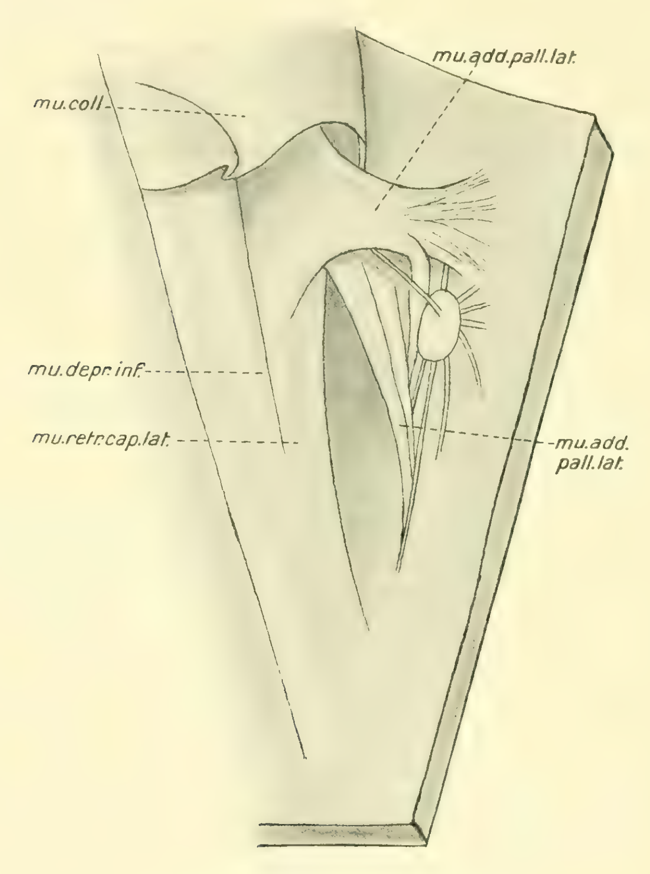
3. Musc. adductor pallii lateralis.

Dieser Muskel findet sich lediglich bei den Octopoden und Sepioladen, und bildet eine Verbindung zwischen der Leberkapsel und dem Mantel in der Weise, daß ein ziemlich starkes Muskelbündel sich von den Seitenteilen der ersteren losmacht und gegen das Ganglion stellatum ausstrahlt. Einen Vorläufer dieses Muskels sieht BROCK (1880) bei *Onychoteuthis* in zwei symmetrisch gelagerten dünnen Muskeln, welche ein Kopfnackenverbindung herstellen. Sie entspringen etwas über der Durchtrittsstelle des Nervus pallialis vom Retractor cap. lat. und ziehen gerade nach außen zum Mantel.

Die Fasern des Adductor pall. lat. erleiden, wie BROCK (1880) zuerst — unter Hinweis auf eine diesbezügliche Zeichnung CUVIERS in den Mémoires, Pl. I, Fig. 2 *l* — als typisch für Octopoden und *Sepiola* erwähnt, eine charakteristische Kreuzung, indem nämlich »die ventralen fast wagerecht nach außen ziehen und oberhalb des Ganglion stellatum sich dem Mantel inserieren, während die dorsalen unter dem Nervus pallialis durchtreten und erst am unteren Ende des Ganglion stellatum den Mantel erreichen«. Recht gut läßt sich diese Kreuzung bei *Tremoctopus violaceus* erkennen, von dem ich eine Zeichnung in Fig. 36 gebe.

Bei *Eledone moschata* und *Rossia macrosoma* kommt aber hierzu

noch ein fast selbständig entwickelter Muskelstrang, den ich nirgends erwähnt finde. Er entspringt getrennt von der Ansatzstelle des Ad. pall. lat. an der Leberkapsel weiter nach hinten und zieht schräg nach vorn über seinen Nachbarmuskel hinweg, um vor den wagrechten Pallialisfasern und von diesen durch einen Zwischenraum getrennt,



Textfig. 36.

Tremoctopus violaceus: Mu.add.pall.lat.

an der Innenseite des Mantels zu inserieren, nicht ohne sich vorher in einige kleine Ästchen zu spalten. Dieser Strang fehlt bei *Tremoctopus violaceus*, *T. atlanticus*, *Argonauta*, *Octopus*, *Heteroteuthis* und *Sepietta*.

Der Adductor pall. lat. dient bekanntlich als scheidenförmige Hülle für den N. pallialis. Bei *Sepietta minor* ist diese noch nicht so

vollkommen geschlossen wie z. B. bei *Tremoctopus atlanticus*, aber auch bei *T. violaceus* liegt der Nerv noch eine ziemliche Strecke weit vollständig frei.

4. Musc. retractor capitis medianus.

Dieser Muskel ist nach Brock (1880) »der einzige Muskel, der seinem Verlaufe nach wirklich einen Schalenmuskel repräsentiert und die Oegopsiden sind »die einzigen Dibranchiaten, welche diesen Muskel wenigstens zum Teil selbständig entwickelt besitzen«. Sein ursprünglichstes Verhalten schildert er bei *Enoploteuthis*, wo er »von der Schalenkapsel zu beiden Seiten der Mittellinie höher als der Depressor infundibuli« entspringt. Er »deckt die Schalenkapsel aufwärts (nach vorn!) ziehend mit seinem Gegenüber, mit dem er sich in der Mittellinie berührt, vollkommen zu und inseriert am oberen Rande der ventralen Fläche des Nackenknorpels Von dem Retractor capit lat. wird dieser Muskel jederseits durch einen tiefen Spalt getrennt, welchen der N. pallialis zum Austritt aus der Leberkapsel benutzt« Am meisten ähneln diesem Verhalten *Abraliopsis Morisii* und *Todaropsis Veranyi*. Auch bei *Mastigoteuthis Hyorti* lassen sich beide Muskel als ziemlich kräftige Bündel erkennen, die sich in der Mitte berühren aber nicht miteinander verwachsen und an der hinteren Hälfte der ventralen Fläche des Nackenknorpels inserieren. Es läßt sich aber, obgleich auch hier ein Spalt für den Durchtritt des Nervus pallialis frei bleibt, an ihrem hinteren Ende ein kleiner Verwachsungsbezirk mit dem Retractor capit. lat. nachweisen. Obwohl wegen der durchsichtig häutigen Beschaffenheit von der Umgebung schwer zu unterscheiden, lassen sie sich doch auch bei *Chiroteuthis imperator* als dünne Bänder zwischen den seitlichen Retractoren des Kopfes erkennen. Bei *Perygoteuthis Giardi* sind sie schwach und bilden zwei kurze aber vollständig getrennte Bänder.

Die beiden Muskeln können nun aber unter sich und mit den seitlichen Kopfretractoren verwachsen. So fand Brock, daß sie bei *Onychoteuthis* »vom Ursprung bis etwa zur Mitte ihres Verlaufes zu einem einzigen Muskel verschmolzen sind«, sie »fangen in dieser unteren Hälfte schon an, sich mit dem Retractor lateralis durch Querfasern zu verbinden«. Am weitesten geht diese Verwachsung bei *Sepia*, wo die seitlichen und mittleren Kopfretractoren, wie bekannt, zu einem einzigen Retractor lateralis verschmolzen sind. Ebenso ist bei *Sepietta minor* der Retractor capitis med. nicht mehr zu finden, d. h. er ist gleichfalls vollkommen in den Retractor capit. lat. aufgegangen und

der Nervus pallialis durchbricht die geschlossene Leberkapsel durch ein Loch, nicht durch einen Spalt. Auch bei *Rossia macrosoma* erkennt man keine Grenze zwischen beiden Muskeln mehr, indessen findet man, daß vom hinteren Ende des Teiles der vereinigten Muskeln, der dem Retractor cap. med. entspricht, spitz auslaufende Fasern auf der Schalenkapsel entlang ziehen. Bei *Loligo* sind die beiden Muskel zwar von den benachbarten seitlichen Retractoren frei, aber unter sich vollständig verschmolzen (Appellöf, 1898). Hier beteiligen sie sich auch an einer Verwachsung zwischen Leberkapsel und Mantel, die Appellöf auch bei andern Formen ausführlich schildert. So findet sich bei *Sepiola Roudeletii* auf der dorsalen Seite der Leberkapsel ein bogenförmiger Verwachsungsbezirk zwischen dieser und dem Mantel, der auch bei *Sepietta minor* zu bemerken ist. »Die mittlere Partie der Verwachsungslinie entspricht dem Mantelursprung der M. retractores cap. medd., während die hinteren und seitlichen Teile von den Insertionen der Depressores infundibuli und Retr. cap. latt., hauptsächlich der letzteren gebildet werden.«

5. Musc. collaris.

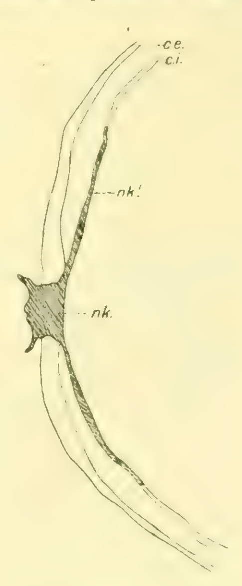
Das normale Verhalten des Collaris zeigt sich bekanntlich darin, daß er als eine nach hinten offene Falte vom Nackenknorpel beiderseits nach den Seitenwandungen des Trichters verläuft, welche aus zwei Blätter gebildet wird, deren äußeres mit seinem Rande in die Atemhöhle hereinragt und dessen dorsale Fläche bei Octopoden mit dem Mantel verwächst, während das innere in die muskulöse Leberkapsel ohne deutliche Grenze übergeht.

Nach Appellöf (1898) inserieren »bei allen Myopsiden mit Ausnahme von *Sepiola* und einigen nahestehenden Gattungen, wo der vordere Rand des Mantels eine häutige Verbindung mit dem Kopf eingeht, und bei den meisten Oegopsiden (wo ein funktionierender Nackenknorpel vorhanden ist) beide Blätter miteinander an den Seitenrändern des Nackenknorpels.« Für die untersuchten Myopsiden und für *Abraliopsis* und *Brachioteuthis* fand ich diese Angaben bestätigt, indessen zeigten sich bei einigen Oegopsiden auffallende Abweichungen.

Bei *Pterygioteuthis Giardi* z. B. vereinigen sich die beiden Collarisblätter nicht, sondern das äußere inseriert an den Seitenrändern des äußerlich erkennbaren Schildes des Nackenknorpels *nk'*, während das innere an zwei seitlichen Flügeln desselben ansetzt. Man sieht letztere als dünne lamellenartige Knorpelblättchen, wenn man das

äußere Collarisblatt vom Knorpel freipräpariert und zurückschlägt. Noch deutlicher treten sie auf Schnitten hervor, wo man auch erkennt, daß sie sich ziemlich weit nach den Seiten hin erstrecken (Textfig. 37). Eine ebensolche Ausbildung des Nackenknorpels und Verbindung mit dem Collaris zeige *Todaropsis Verany* und *Mastigoteuthis Hyorti*.

Bei *Pterygioteuthis* zieht übrigens wegen der geringen Längsausdehnung des Nackenknorpels, die der Breite des Collaris nicht gleich kommt, ein Teil des äußeren Blattes dieses Muskels ohne Unterbrechung an seiner distalen Spitze vorüber. Für *Chiroteuthis imperator* ist es charakteristisch, daß die Seitenränder des Nackenknorpels nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Collaris verwachsen, da dieser an seinem vorderen Ende abgerundet ist, so daß dort jederseits vom Knorpel zwischen diesem, dem Collaris und dem Halsmuskelschlauch eine annähernd dreiseitige Lücke entsteht. Das innere Collarisblatt ist hier übrigens zu einer äußerst dünnen Lamelle geworden und geht unmerklich in den Retractor capit. lat. über.



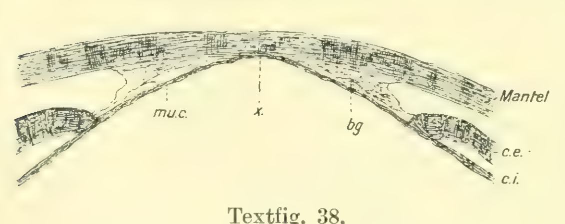
Textfig. 37.

Pterygioteuthis Giardi: Querschnitt des Nackenknorpels.

Bei den Octopoden verwächst bekanntlich der dorsale Teil des äußeren Collarisblattes mit der Innenseite des Mantels, und zwar so innig, daß es mir z. B. bei Schnitten durch *Tremoctopus atlanticus* nicht möglich war, den Muskel als selbständige Schicht auf der Mantelinnenfläche zu verfolgen. Die Verbindung des Kopfes mit dem Mantel durch besondere Muskelstränge habe ich schon bei der Schilderung der äußeren Längsmuskulatur des Mantels behandelt. Ich möchte nur noch hinzufügen, daß bei *Argonauta* nach Brock sich eine Gruppe von fünf Muskeln entwickelt hat, um die mangelnde Verbindung zwischen Kopf und Leberkapsel zu ersetzen, daß ich aber außer diesen einen Muskel bemerkte, der von der hinteren dorsalen Fläche des Augenbulbus nach dem Mantelrand zieht und zwar seitlich von dem Muskel, der nach Brock in dem Zwischenraum zwischen dem dorsalen und benachbarten Armpaar entspringt. Er inseriert dort, wo das äußere Collarisblatt mit dem Mantel verschmilzt.

Zwischen Formen mit knorpeligem Nackenschließapparat und

solchen mit fester Kopfnackenverbindung gibt es nun Übergänge, bei denen der Nackenknorpel zugunsten einer festeren muskulösen Verbindung rückgebildet ist. So hat Appellöf (1898) für *Heteroteuthis dispar* nachgewiesen, daß der Nackenknorpel nur noch als dünnes bogenförmiges Stäbchen erhalten ist, zwischen dem sich der Collaris als dünnes Muskelstratum ausspannt, von dem aus Muskelbündel schräg nach dem Mantel ziehen. Auch für *Idiosepius* fand er als Rudimente zwei Knorpelstäbchen, die an der Verwachsungsstelle der beiden Collarisblätter liegen und ebenfalls eine dünne Muskellage zwischen sich fassen. Bei *Sepietta minor* ist nun auch keinerlei Rudiment von Knorpelstäbchen mehr nachweisbar. Die beiden Collarisblätter vereinigen sich aber dennoch an den beiden Seiten des Nackens, und zwischen den scharf abgegrenzten Verwachsungsstellen zieht ein dünner Muskel (*mu.c*) über den Nacken, der stärker ist als bei *Idiosepius* und dessen Fasern fast ausschließlich vom inneren Collarisblatt stammen, so daß es den Anschein erweckt, als bilde es lediglich eine ununterbrochene Fortsetzung dieses Blattes, an das sich das äußere nur anlegt (Textfig. 38). Der Zwischenraum zwischen der mittleren einfachen Partie des Collaris und der Innenfläche des Mantels wird durch Bindegewebe (*bg*) ausgefüllt. Nur in der dorsalen Mittellinie verwächst der Muskel mit dem Mantel (*x*), so daß man ihn, wenn man bei der Präparation den Mantel zurückzieht in der Mitte auseinanderreißt. Eine andre muskulöse Verbindung habe ich bei *Sepietta* zwischen Collaris und Mantel nicht nachweisen können.



Textfig. 38.

Sepietta minor: Nackenpartie (Querschnitt).

6. Musculi adductores infundibuli.

Die Trichteradductoren befestigen den Trichter an der ventralen Fläche des Kopfes und sind bei den Decapoden gewöhnlich als zwei Paare entwickelt, von denen jedes der beiden Seiten teilweise oder vollständig verschmelzen kann. Letzteres Verhalten erweist sich als charakteristisch für *Abraliopsis*, wo die beiden Muskelplatten sich bis zur Berührung genähert sind. Bei *Chiroteuthis imperator* sind die Muskel jederseits in der Nähe ihres Ursprungs, wo sie den Blindsack

der Vena cava zwischen sich fassen, verschmolzen, gabeln sich aber bald und treten getrennt an den Trichter heran. CHUN, der diese Verhältnisse in einer Abbildung darstellt (1910, S. 7), setzt an Stelle der BROCKschen Bezeichnungen dieser Muskel (Musc. add. inf. inferiores und superiores) die Bennung anteriores und posteriores, die ich weiterhin anwenden werde.

Die Adductoren von *Doratopsis* entsprechen nach der Schilderung CHUNS (1910, S. 297) durchaus denjenigen von *Chiroteuthis*, nur sind sie auf eine größere Strecke mit der Unterseite des Halses verwachsen und laufen dicht neben der Vena cava entlang. Bei *Chiroteuthis* sind sie durch gallertiges Gewebe, in das sie vollkommen eingebettet sind von ihr getrennt.

Bei *Mastigoteuthis Hyorti* sind die beiden Adductoren jeder Seite nicht so weit verschmolzen wie bei den eben geschilderten Formen, sondern sie lassen sich getrennt bis in die Nähe ihres Ursprungs verfolgen. Der Adductor anterior erweist sich hier als ein sehr dünner fadenförmiger Strang, während der Add. posterior bandförmig ist und breit fächerförmig in die Seitenwandungen der Trichters und nach seiner Ventralfläche ausstrahlt. Die Adductoren von *Pterygioteuthis* sind jederseits getrennt; die beiden anteriores gehen aber ineinander über und inserieren am Kopfknorpel mit einem kurzen gemeinschaftlichen Stamm, während die posteriores sich bis zur Berührung genähert sind. Im voraus sei erwähnt, daß auch bei *Octopus vulgaris* die Adductores med. sup. (nach BROCK), die den Add. anteriores entsprechen, an ihrer Ursprungsstelle zu einem einzigen Stamm verwachsen sind.

Die Adductoren von *Brachioteuthis* sind beide zu einem dünnen Strang verschmolzen und liegen ziemlich tief. Hierin zeigen sie gewisse Ähnlichkeit mit *Desmoteuthis*, wo sie von außen, wie bekanntlich bei allen Cranchiiden, nicht zu bemerken sind. Man findet sie tief an der dorsalen Trichterwand als dünne weißliche Stränge vor.

Nach PFEFFER (1900) sind bei den Thysanoteuthiden und Ommatostrephiden die Adductoren des Trichters getrennt und bei letzteren der äußere besonders eigenartig entwickelt, indem er beträchtlich verstärkt und nach der Seite gerückt ist, um schließlich als runder Strang eine Verbindung der hinteren Randpartie der Trichtergrube mit der Stelle des Collaris einzugehen, an der sich der Trichter frei von ihm absetzt. Sehr gut ausgebildet findet man diese Verhältnisse bei *Todaropsis Verangi* vor. Bei den Thysanoteuthiden sind die äußeren Adductoren nicht als freie Stränge, sondern mehr plattenförmig entwickelt.

Eine ähnliche Bildung findet sich bei den Sepioladen (*Sepietta minor*, *Rossia macrosoma*), wo man sie in der Tiefe zwischen der dorsalen Trichterwand und der Trichtergrube als quergestellte Muskelplatten wiederfindet.

Was die übrigen Myopsiden anbelangt, so sind die Adductoren getrennt, und der vordere erweist sich stets schwächer ausgebildet als der hintere, welcher seinerseits in mehrere feine Stränge gespalten ist.

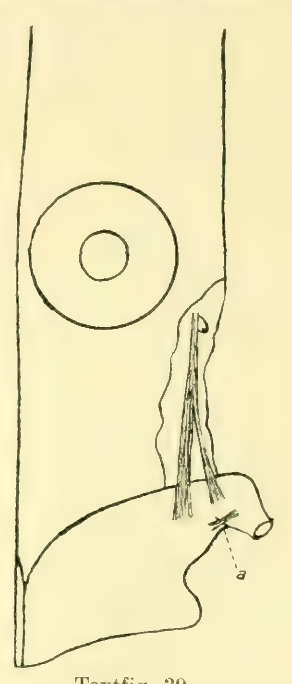
Die Trichtermuskulatur der Octopoden ist reicher entwickelt als die der Decapoden. Brock beschreibt sie (1880, S. 212) von *Argonauta argo*, von der die übrigen Octopoden nur geringe Abweichungen erkennen lassen. Er stellt diese Verhältnisse richtig dar, indem er vier Adductorenpaare unterscheidet, nämlich zwei äußere seitliche und zwei innere, von denen letztere den Adductores anteriores und posteriores der Decapoden entsprechen. Ich will nur hinzufügen, daß die Fasern der Add. inf. laterales superiores bei *Argonauta* breit fächerförmig in die Seitenwandungen des Trichters ausstrahlen und sich in seiner ventralen Mittellinie begegnen. Auch den Bulbo-collaris fand ich bei den mir vorliegenden Octopoden ausgebildet.

Herrn Pfefferkorn verdanke ich den Hinweis auf einen Muskel, der bisher noch nirgends Erwähnung gefunden hat, und den er bei *Eledone moschata* vorfand. Es handelt sich um einen dünnen Muskelstrang, der an der gegen die Halspartie gewendeten Fläche des inneren Collarisblattes inseriert, und zwar dort, wo sich der Trichter durch eine Furche vom Collaris absetzt. Er zieht von der einen Seite zur andern über der dorsalen Trichterwand hinweg und geht mit dieser in der dorsalen Mittellinie eine lockere Verbindung ein, welche durch Bindegewebe vermittelt wird. Ich konnte diesen Muskel noch bei *Octopus vulgaris* nachweisen, während er bei *Tremoctopus* und *Argonauta* fehlt.

Über einen gesonderten Muskel am Trichter selbst findet sich in einer Anmerkung auf Seite 222 bei Brock (1880) eine Angabe, deren Wortlaut hier wiederzugeben gestattet sei. Er schreibt: »Bei *Sepia* und *Loligo* fand ich an den Seitenrändern der ventralen Trichterwand, wenn ich die Haut sorgfältig abpräparierte, nicht weit unter der oberen Trichteröffnung ein Muskelbündel, welches sich von der Trichterwand losmacht, um sich nach kurzem Verlauf fein zugespitzt mit ihr zu vereinigen. Morphologische und physiologische Bedeutung sind mir gleich unverständlich.«

Diesen Muskel vermochte ich auch bei andern Formen nachzuweisen, wo er zuweilen nicht fein zugespitzt verlief, sondern breit in die Trichterwand ausstrahlte.

Bei den Oegopsiden ist er relativ kräftig entwickelt; vor allem tritt er bei *Chiroteuthis imperator* deutlich als weißlicher durch die Haut schimmernder Strang hervor (Textfig. 39 *a*). Er überspannt hier eine deutlich ausgeprägte Furche, die durch die Umbiegung der Trichterspitze zwischen dieser und der ventralen Trichterwand entsteht. Ähnlich repräsentiert sich dieser Muskel auch bei *Mastigoteuthis Hyorti*, nur strahlt er hier nicht breit, sondern fein zugespitzt aus. Am geringsten entwickelt fand ich ihn bei *Abraliopsis Morisii*, wo er nur an seiner ventralen Kante frei ist, während er dorsal noch mit der Trichterwand verwachsen ist. Infolge dieser Ausbildung entsteht jederseits am Trichter eine kleine halbmondförmige Tasche, welche nach hinten und unten offen ist. Wohl ausgebildet erweist er sich wieder bei *Todaropsis Veranyi*, wo beide Kanten frei sind. Hingegen vermochte ich ihn nicht nachzuweisen bei *Pterygioteuthis*, *Brachioteuthis*, *Doratopsis* und *Desmoteuthis*.



Textfig. 39.
Chiroteuthis imperator: Trichtermuskulatur. (Nach CHUN, geändert.)

Unter den Myopsiden wird er bei *Rossia*, *Sepietta*, *Heteroteuthis* vollständig vermißt, während er bei *Loligo* und *Sepia* von BROCK zuerst aufgefunden wurde. Bei *Sepia elegans* fand ich ihn nur ganz gering entwickelt und fast vollständig mit dem Trichter verwachsen.

Durch vollkommenes Fehlen dieses Muskels zeichnen sich die Octopoden aus.

Was nun seine physiologische Bedeutung anbelangt, so kann vielleicht hierüber *Chiroteuthis* Aufschluß geben. Man sieht nämlich hier deutlich, daß dieser Muskel bei seiner Kontraktion eine Umbiegung der sonst nach vorn gerichteten Trichteröffnung nach hinten bewirken muß. Ob er bei andern Formen auch in diesem Maße hierzu befähigt ist, hängt von der Stärke seiner Ausbildung ab.

II. Teil: Die postembryonale Entwicklung von Callitheuthis reversa.

Unter der Ausbeute der MICHAEL-SARS-Expedition befindet sich eine Anzahl von Histioteuthidenlarven, von denen die kleinsten auf Station 62/19 in einer Tiefe von 300 m zusammen mit ausgewachsenen

Tieren von *Calliteuthis reversa* gefangen wurden. Da es sich hier um eine Reihe verschieden weit entwickelter Tiere handelt, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Calliteuthis* sehr wahrscheinlich schien, so war es möglich ihre postembryonale Entwicklung sehr weit zurück zu verfolgen, wenn auch nicht bis zu dem allerjüngsten, eben aus dem Ei geschlüpften Stadium.

Ich lege dieser Untersuchung sieben Exemplare zugrunde und beginne mit dem ältesten, welches die Merkmale von *Calliteuthis reversa* wohl ausgebildet zur Schau trägt. Was die äußere Form anbelangt, so stimmt dieses Exemplar noch durchaus mit dem erwachsenen überein, wenn auch das relative Größenverhältnis zwischen Kopf und Mantel etwas zugunsten des letzteren verschoben erscheint und die geringe Größe des ganzen Tieres von vornherein auf ein Jugendstadium hinweist. Die dorsale Mantellänge beträgt 6 mm, während die Kopfbreite mit Einschluß der Augen 3,2 mm erreicht. Die Breite der Flosse ist mit 2 mm gemessen worden. Man erkennt die Charaktere der Gattung recht gut daran, daß die Flossen relativ klein sind, die dorsale Mittellinie mit ihren Ansatzstellen nicht erreichen, sondern auseinanderklaffen und am hinteren Körperende, welches sie nicht überragen, die charakteristische Einbuchtung zeigen; während die Merkmale der Species durch die Anordnung der Leuchtorgane, die auf den Ventralarmen in drei, auf den übrigen in zwei Reihen sich finden, sinnfällig ausgeprägt werden. Während die Leuchtorgane auf den Armen und der ventralen Kopffläche, wo sie die charakteristischen Schrägreihen erkennen lassen, in großer Zahl wohl ausgebildet sind, findet man auf dem Mantel nur fünf seinem Rande parallele Reihen vor, die die Anordnung in Schrägreihen etwas verwischen, und von denen die erste, d. h. die vorderste zehn, die zweite zwölf, die dritte sieben, die vierte sechs und die fünfte drei aufweist. Die am weitesten nach außen liegenden Organe einer jeden Reihe sind in der Entwicklung am weitesten zurück und auch nur durch das kleine glänzende Schildchen und die vorgelagerte Chromatophore charakterisiert. Am Lidrand der Augen erkennt man rechts 17 und links in einiger Entfernung davon etwa sieben Leuchtorgane, während sie sich auf dem Rücken, auf dem die symmetrische Anordnung der Chromatophoren noch wohl erkennbar ist, nirgends nachweisen lassen.

Die Maße der Arme betragen für das ventrale Armpaar 3 mm, für das dritte und zweite je 5 mm und für das dorsale 4,2 mm, sodaß ihre Formel lautet: 2.3.1.4. Diese bleibt bis auf die jüngsten Exemplare herab die gleiche. Die Saugnäpfe, welche in zwei Reihen ange-

ordnet sind, weisen einen glatten Ring auf und lassen keinerlei Andeutung von Kerben oder Zähnchen erkennen. Die Tentakel, die vollkommen mit denen des erwachsenen Tieres übereinstimmen, vor allem auch darin, daß sie kantig sind, erweisen sich als kräftig entwickelt, erreichen eine Länge von 5,6 mm und sind auf der Außenfläche dicht mit Chromatophoren belegt. Auch ist der »gemshornförmige Knick« und ein Schwimmsaum wohl ausgeprägt. Geruchstuberkel sind zu beiden Seiten des Trichters am Halse nachweisbar.

An dieses Stadium schließt sich eng ein zweites an, welches sich von dem ersten abgesehen von seiner Größe nur durch die geringe Entwicklung der Leuchtorgane unterscheidet. Wohl sind diese an den Armen und an der ventralen Kopffläche in ziemlich bedeutender Anzahl ausgebildet, indessen erkennt man sie auf dem Mantel nur als drei Reihen. Am rechten Lidrand sind wie bei dem vorigen Exemplar 17, am linken in gewisser Entfernung sieben Leuchtorgane nachweisbar. Was die Größe der Arme anbelangt, so maß ich am vierten Armpaar 3,1 mm, am dritten 4,1 mm, am zweiten 4,2 mm und am ersten 4 mm. Die Formel bleibt sich also mit 2.3.1.4 gleich, und die Arme weisen mit Ausnahme des ventralen Paares nur ganz geringe Größenunterschiede auf. Die dorsale Mantellänge beträgt 4,4 mm, die Kopfbreite 3,3 mm und die Breite einer Flosse 1,5 mm. Die Tentakel sind mit ihren 8,2 mm relativ lang und übertreffen sonach die des ersten Exemplars um ein beträchtliches. Die Keule (Taf. XVI, Fig. 11) zeigt noch die charakteristische Verbreiterung wie beim erwachsenen Tier, ist mit einem Schwimmsaum ausgestattet und »gemshornförmig« dorsalwärts gebogen. Der Handteil besitzt in der Mitte etwas vergrößerte Saugnäpfe, während der Carpalteil durch ein quer- und zwei längsgestellte Saugnapfpaare ausgezeichnet ist, zwischen denen ich im ganzen nur vier Knöpfchen erkennen konnte. Die Pigmentierung ist auf der Außenseite der Keule ziemlich lebhaft, und auf dem Stiel kann man eine Mittelreihe großer Chromatophoren erkennen, die von zwei Reihen kleinerer flankiert wird. Auf dem Mantel ist ihre symmetrische Anordnung noch sehr klar erhalten. Die Geruchstuberkel sind wohl entwickelt.

Das nächstfolgende Stadium weist nur geringe Unterschiede von dem vorhergehenden auf. Seine dorsale Mantellänge beträgt 4,2 mm, die Kopfbreite 2,3 mm und die Breite einer Flosse 1,2 mm. Beachtenswert ist der Umstand, daß die Arme im Gegensatz zu älteren Exemplaren hier wie auch bei allen nunmehr folgenden jüngeren Stadien nicht kantig, sondern drehrund sind, und daß auch die Tentakel

nur eine Andeutung von Kanten erkennen lassen. Die Länge der Arme beträgt für das vierte Armpaar 2 mm, für das dritte 3,2 mm, das zweite 3,2 mm und das erste 2,8 mm, so daß die Formel 2.3.1.4 ihre Gültigkeit behält. Die Tentakel erreichen eine Länge von 5 mm. Was nun die Leuchtorgane anbelangt, so lassen sich am rechten Lidrand nur vier und links in einiger Entfernung zwei erkennen. Auf dem Mantel stehen sie in vier Reihen, während sie auf den Armen keine Abweichung vom vorher geschilderten Stadium aufweisen. Die Geruchstuberkel sind scharf vom Halse abgesetzt und die ventralen Mantelecken springen scharf vor.

Das Exemplar, welches sich hieran anschließt (Taf. XVI, Fig. 8), bedeutet trotz seiner etwas größeren Maße doch einen beträchtlichen Schritt rückwärts, der sich außer in der Bildung der Tentakelkeule in der Anordnung der Leuchtorgane dokumentiert. Man findet letztere nämlich lediglich an der ventralen Kopffläche und auf dem vierten Armpaar ausgebildet, während sie auf dem Mantel und den übrigen Armen fehlen. Ebenso ist keine Spur von ihnen an den Lidrändern nachzuweisen. Was nun die Tentakel anbelangt, so erreichen sie eine Länge von 5,8 mm. Ihre Keule aber weist einige primitive Charaktere auf, insofern sie sich kaum vom Stiel absetzt (Taf. XVI, Fig. 12) und eine nur ganz unbedeutende Verbreiterung erkennen läßt. Saugnäpfe sind allerdings noch in großer Zahl vorhanden und stehen dicht gedrängt. Eine Anordnung in Schrägreihen ist kaum feststellbar. Auf dem nur undeutlich gesonderten Carpalteil fehlen Knöpfchen vollständig, man findet nur zwei distal gelegene Saugnapfpaare und auf dem Stiel weit auseinander gerückt drei einzelne Näpfchen. Die Pigmentierung ist an der Außenfläche recht intensiv und die Anordnung der Chromatophoren in drei Reihen etwas gestört. Bemerkenswert ist noch, daß bei diesem Exemplar die ventralen Mantelecken kaum angedeutet sind. Die übrigen Maße betragen:

Dorsale Mantellänge	= 4,5 mm	Kopfbreite	= 3 mm
Flossenbreite	= 1,5 mm	Vierter Arm	= 2,1 mm
Dritter Arm	= 3,2 mm	Zweiter Arm	= 3,2 mm
Erster Arm	= 2,5 mm		

Das Stadium, welches nun folgt (Taf. XVI, Fig. 9) ist beträchtlich kleiner als das vorhergehende; denn seine dorsale Mantellänge erreicht nur 3,7 mm. Der Mantel ist schlanker als bei den vorher geschilderten Stadien, besitzt ein stumpfes sanft gerundetes Hinterende und keine vorspringenden ventralen Ecken. Die Flossen, deren Breite je 1,2 mm

beträgt, überragen das hintere Körperende nicht und sind in der dorsalen Mittellinie nicht verwachsen. Zwischen ihren klaffenden Ansatzstellen erkennt man zwei Paare von Chromatophoren hintereinander, zwischen denen eine in der Mediane liegt. Da die relative Kleinheit der Flossen, der Abstand ihrer Ansatzstellen von der dorsalen Mittellinie und die Tatsache, daß sie das hintere Körperende nicht überragen, für die Gattung *Calliteuthis* überaus charakteristische Merkmale sind, so steht die Zugehörigkeit unsres Exemplars zu dieser außer allem Zweifel.

Die Breite des Kopfes beträgt 3 mm, wovon 2 mm auf die beiden Augen kommen. Sie sind wohl entwickelt, aber im Gegensatz zu erwachsenen Exemplaren, wo sie eine teleskopartige Verlängerung zeigen, hier noch kugelig, wenngleich sich am linken Auge eine Andeutung dafür nachweisen läßt. Bei dem mir vorliegenden Exemplar ist, wie auch bei dem in Fig. 8 abgebildeten das rechte Auge weit vorgestülpt. Hierin unterscheiden sich die Larvenstadien wesentlich von den erwachsenen Formen, denn bei letzteren konnte ich feststellen, daß von 13 mir zur Verfügung stehenden Tieren sechs das linke Auge und niemals das rechte vorgestülpt hatten, während bei den übrigen sieben beide Augen die normale Lage innehatten. Wahrscheinlich steht mit diesem Verhalten die unsymmetrische Anordnung der Leuchtorgane am Lidrand in Zusammenhang. Da diese nämlich direkt am linken Lidrand fehlen, so scheint dies eine Folge davon zu sein, daß bei erwachsenen Tieren dieses Auge zuweilen vorgestülpt wird, wobei dann die Leuchtorgane, wenn sie vorhanden wären, verdeckt, also zwecklos würden. Merkwürdig ist nur, daß bei jungen Tieren zuweilen das rechte Auge diesen Zustand zeigt, allerdings auch nur dann, wenn sich an seinem Lidrand noch keine Leuchtorgane nachweisen lassen.

Als glänzende Schildchen, vor denen eine Chromatophore liegt, treten die Leuchtorgane auf der ventralen Kopffläche und an der Basis des vierten Armpaares hervor. Auf den übrigen Armen fehlen sie, doch glaube ich nicht fehl zu gehen mit der Annahme, daß sich im Anschluß an jede der bei jungen Exemplaren in zwei Reihen auf ihnen angeordneten großen Chromatophoren ein Leuchtorgan entwickelt. Auch auf dem Mantel sind sie nicht zu erkennen, während die Chromatophoren in Parallel- und Schrägreihen plaziert sind.

Der Armapparat ist kräftig entwickelt. Die Länge der einzelnen Arme beträgt für das vierte Armpaar 2,2 mm, für das dritte 2,5 mm, für das zweite 3,4 mm und für das erste 2,3 mm. Recht auffällig ist der große Längenunterschied zwischen zweitem und drittem Armpaar.

Die Formel lautet wiederum: 2.3.1.4. Die Tentakel (Taf. XVI, Fig. 13) sind relativ lang und drehrund und überragen die Arme mit ihren 5,7 mm um ein ziemliches Stück. Sie besitzen an ihrer Außenseite eine Reihe großer Chromatophoren, die aber von kleineren unregelmäßig unterbrochen und begleitet wird. Die Keule ist nicht verbreitert und weist einen nur gering entwickelten Schwimmsaum auf, der kleine Chromatophoren trägt. Die Saugnäpfe stehen ziemlich dicht, sind in der Mitte etwas vergrößert, während ihre Anlagen gegen die Spitze hin als kleine warzenförmige Erhebungen hervortreten. Schrägreihen sind nur undeutlich erkennbar. Am Carpalteil, auf dem sich Knöpfchen nicht nachweisen lassen, findet man ein quergestelltes Saugnapfpaar, an das sich in größer werdenden Abständen drei einzelne Näpfchen anschließen. Die ventralen Mantelecken sind nicht ausgeprägt, und die Geruchstuberkel nur als kleine Erhebungen nachweisbar.

Dieses Stadium entspricht ungefähr einem Exemplar, welches Chun (1910, S. 179) von *Calliteuthis* schildert. Seine dorsale Mantellänge beträgt 3,8 mm, die Kopfbreite 2,5 mm und die Gesamtbreite der Flossen 2,5 mm. Leuchtorgane sind an der ventralen Kopffläche und am Mantel, wenn auch hier weniger scharf ausgeprägt, entwickelt.

Das nun folgende Entwicklungsstadium ist von dem eben geschilderten in bezug auf seine Größe (dorsale Mantellänge = 3,3 mm) und die Anordnung der Leuchtorgane wenig verschieden. Nur in der Tentakelkeule äußert sich eine niedrigere Entwicklungsstufe, insofern sie nicht nur keine Verbreiterung erkennen läßt, sondern auch bedeutend weniger Saugnäpfe ausgebildet sind (Taf. XVI, Fig. 14), während am Carpalteil kein Saugnapfpaar zu bemerken ist. Man findet am Stiel nur zwei einzelne Näpfchen vor, zwischen denen jede Andeutung eines Knöpfchens fehlt. Die Länge der Tentakel beträgt 4,8 mm. Ihr Stiel weist eine Anzahl großer in ungefähr drei Reihen stehender Chromatophoren auf. Der Schwimmsaum ist kaum zu erkennen. Die Länge der Arme ist für das vierte Paar zu 1,5 mm, für das dritte zu 2,3 mm, für das zweite zu 2,8 mm und für das erste zu 2,2 mm gemessen worden (Formel 2.3.1.4). Die ventralen Mantelecken sind nicht erkennbar. Die Flossen sind jede nur 1 mm breit, und ihre Ansatzstellen klaffen auf dem Rücken deutlich auseinander. Am Kopf, dessen Breite 2,2 mm beträgt, sind die Leuchtorgane in ihren Anlagen zwischen den Augen zu erkennen, wo einige in Schrägreihen alternierende Chromatophoren mit einem glänzenden Schildchen ausgestattet sind. Am Mantelrand sind sie nicht nachweisbar.

Als jüngste der mir vorliegenden Larvenformen von *Calliteuthis reversa* repräsentiert sich ein Exemplar, dessen dorsale Mantellänge mit 1,6 mm bedeutend an Größe hinter dem vorigen zurücksteht (Taf. XVI, Fig. 10). Die Kopfbreite beträgt 1,9 mm, während die Flossen eine Breite von nicht mehr als 0,7 mm aufweisen. Sie überragen das hintere Körperende nicht und lassen deutlich ihren dorsalen Abstand erkennen. Die Länge der Arme beträgt für das vierte Armpaar 1,5 mm, für das dritte 2,1 mm, für das zweite 2,3 mm und für das erste 2,1 mm. Mithin ist auch bei diesem sehr jungen Stadium das Verhältnis 2.3.1.4 gegewahrt. Die Tentakel erreichen merkwürdigerweise eine bedeutende Länge, nämlich 5 mm. Ihre Keule ist aber schon recht primitiv, indem sie nur mit etwa 50 Saugnäpfen ausgestattet ist (Taf. XVI, Fig. 15), welche in der Mitte eine ziemlich große freie Fläche lassen. Gegen den Stiel hin erkennt man zwei vereinzelt stehende Näpfchen.

Leuchtorgane sind nirgends zu erkennen, auch bemerkt man am Mantelrand noch keine deutliche Anordnung der Chromatophoren in Parallelreihen, wie überhaupt auf der ventralen Fläche nur wenige ausgebildet sind, während sie dorsal eine streng symmetrische Anordnung zur Schau tragen.

Wie bei dem vorigen Exemplar, so sind auch hier keine Geruchstuberkel nachzuweisen.

Weicht somit dies Stadium durch das Fehlen der Leuchtorgane und die merkwürdige Gestalt der Keule wesentlich von den erwachsenen Tieren der Gattung *Calliteuthis* ab, so wird doch durch die Kleinheit der Flossen, ihren dorsalen Abstand und die Eigenschaft, das hintere Körperende nicht zu überragen, die Zugehörigkeit zu dem Entwicklungskreis dieser Gattung sinnfällig zum Ausdruck gebracht.

Fragt man sich nun, welche Anhaltspunkte sich nach den hier geschilderten Entwicklungsstufen für die Zurückführung einer Larvenform, die recht auffällig von dem ausgebildeten Tier abweicht, auf die Gattung *Calliteuthis* ergeben, so findet man, daß ein Charakter, nämlich die Lage der Flossen und ihre Beziehung zum hinteren Körperende sehr früh auftritt und unzweifelhaft zugunsten dieser Form entscheidet, während die Tentakelkeulen und die Anordnung der Leuchtorgane zu einer Diagnose nicht verwendbar sind.

Leipzig, im Juni 1913.

Literaturverzeichnis.

1817. Cuvier, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Mémoire sur les Céphalopodes. Paris.

1817. — Le règne animal. Les Céphalopodes. Paris.

1829. Delle Chiaje, Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Vol. IV. Napoli.

1832. Owen, Memoir on the pearly Nautilus etc. London.

1833. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. Berlin.

1835. Owen, Cephalopoda. Cydopaedia of anatomy and physiology edited by Todd. London.

1844. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.

1846. Lebert und Robin, Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Tiere. Müllers Archiv.

1847—51. Vérany, Mollusques méditeranées etc. 1ère Partie Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes.

1853. H. Müller, Bau der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV.

1860. Margo, Über die Muskelfasern der Mollusken. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. Bd. XXXIX.

1862. Weissmann, Über zwei Typen contractilen Gewebes etc. Zeitschr. f. rat. Med. (3.) Bd. XV.

1862—66. Keferstein, Kopffüßler. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. Bd. III. Abt. 2.

1863. Wagener, Über die Muskelfaser der Evertebraten. Arch. v. Reichert und Du Bois-Reymond.

1864. Weissmann, Zur Histologie der Muskel. Zeitschr. f. rat. Med. (3.) Bd. XXIII.

1865. Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchows Arch. Bd. XXXII.

1869. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Suppl. 1869.

1876. Gerlach, Über Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens. Virchows Arch. Bd. LXVI.

1877. Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

1880. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morpholog. Jahrb. Bd. VI.

1882. — Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.

1883. Girod, Recherches sur la peau des Céphalopodes. Zool. Arch. Exp. T. I. (2).

1884. — Recherches sur la peau des Céphalopodes. La ventouse. ibid. T. II. (2).

1884. Rochebrune, Etude monographique de la famille des Eledonidae. Bull. de la Soc. Philom. (VII.) T. VIII. Paris.

1886. Hoyle, Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. Challenger. Chall. Reports. Vol. XVI.

1887. Steenstrup, Notae Teuthologicae: Oversigt ov. d. Kongl. Danske Videns. Selsk. Vorh. Kjobenhavn.

1888. Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Ann. Nat. Sc. Zool. (7.) T. VI.

1889. Appellöf, Teuthologische Beiträge I. Ctenopteryx n. g. Bergens Mus. Aarsberetning for 1889.

— — Teuthologische Beiträge II. Chaunoteuthis. ibid.

1891. Wackwitz, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur. Zool. Beitr. von A. Schneider. Bd. III.

1892. Ballowitz, Über den feineren Bau der Muskelsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.

1893. Samassa, Bemerkungen über die Chromatophoren der Cephalopoden. Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg.

1894. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Svenska Akad. Handl. Bd. 25. Nr. 7.

1895. Joubin, Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique nord. Albert I., Prince de Monaco, Camp. scient. Fasc. IX. XVII. Monaco.

— — Céphalopodes recueillis dans l'estomac d'un cachelot. C. R. Ac. Tome CXXI.

1896. Jatta, I cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli (Sistematica). Fauna u. Flora des Golfes von Neapel.

1896. Vaysière, Etude sur l'organisation du Nautile. Ann. sc. nat. Zool. (8.) II.

— Lönnberg, Notes on some rare Cephalopods. Öfv. Ak. Forh. Nr. 8.

1898. — On the Cephalopods collected by the Svedish expedition to Tierra del Fuego. Svenska Exp. Magellansländern II.

— Appellöf, Cephalopoden von Ternate. Abhdlg. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. XXIV. IV.

1899. — Über das Vorkommen innererSchalen bei den achtarmigenCephalopoden. Bergens Mus. Aarbog f. 1898. Nr. 12.

1900. Steenstrup, Heteroteuthis. D. Kgl. Danske Videns. Selsk. Skrifter 6. IX. 6. Kjobenhavn.

— Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. I. Mollusca.

1900. Rabl, Über Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. Sitzungsber. Akad. Wien. Bd. CIX.

1901. Lafite-Dupont, Fibres et fibrilles musculaires striées du manteau de Sepia officinalis. Trav. Stat. z. Arcachon. Année 1899.

1902. Chun, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verh. d. Zool. Ges.

— Ficalbi, Doratopsis vermicularis larva di Chiroteuthis. Z. Ital. Monit. Anno 13.

— Hescheler, Sepia officinalis L. Neujahrsbl. Nat. Ges. Zürich. 104. Stück.

1904. Bethe, Der heutige Stand der Neuronentheorie. D. med. Wochenschr. Bd. XXX. II.

— Chun, Jugendliche Octopoden. Verh. D. Zool. Ges. 14. Vers.

1905. Marceau, Sur la structure des Muscles du manteau des Céphalopodes. C. R. Akad. Sc. T. CXLI.

1906. Gariaeff, Système nerveux des Céphalopodes. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXI.
1907. Hofmann, Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.
1907. Meyer, Die Anatomie von Opistoteuthis depressa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV.
1908. Guérin, Contributions à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. Arch. Z. Exp. 8 (4).
— Chun, Über Cephalopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. Zool. Anz. Bd. XXXIII.
1909. Williams, The common Squid (Loligo Pealii). Leiden.
— Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIX.
1910a. Chun, Die Cephalopoden. I. Teil: Oegopsida. Wiss. Erg. d. D. Tiefsee-Expedition.
1910b. — Spirula australis. Ber. Math.-Phys. Kl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. LXII.
— Wülker, Über japanische Cephalopoden. München.
— Hoyle, Cephalopoda. Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena. Bd. XVI (4).
— Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXX. (II.)
— Hofmann, Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? Pflügers Arch. Bd. CXXXII.
— — Chemische Reizung und Lähmung markloser Nerven und glatter Muskeln wirbelloser Tiere. Ibid.
— Rabl, Über die Chromatophoren der Cephalopoden, Verh. D. Zool. Ges. 10. Vers.
1912. Pfeffer, Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Exp. d. Humboldt-Stiftung. Bd. II. Fa. Kiel u. Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

mu.circ., Ringmuskelfasern;
mu.long., Längsmuskelfasern;
mu.long.ext., äußere Längsmuskelfasern;
mu.long.int., innere Längsmuskelfasern;
mu.rad., Radiärmuskelfasern;
e, äußeres Mantelepithel;
ep, inneres Mantelepithel;
bg, Unterhautbindegewebe;
bg_1, äußere Schicht des Unterhautbindegewebes;
bg_2, innere Schicht des Unterhautbindegewebes;
bg^1, inneres Bindegewebe;
mh, Hautmuskelbündel;
mu, Muskelfasern;
nu, Zellkern;
v, Blutgefäß;
w, Wabenlamellen;
n, Nerv;
cart, Knorpel;
nk, Nackenknorpel;
nk^1, Flügel des Nackenknorpels;
mu.rect.abdom., Musculus rectus abdominis;

mu.depr.inf., Musculus depressor infundibuli;
mu.coll., Musculus collaris;
mu.retr.cap.lat., Musculus retractor capitis lateralis;
mu.add.pall.lat., Musculus adductor pallii lateralis;
c.e., äußeres Blatt des Collaris;
c.i., inneres Blatt des Collaris.

Tafel XV.

Fig. 1. Flossenmuskel von *Sepietta minor*;

Fig. 2. Schnitt durch ein Hautorgan von *Mastigotheuthis Hyorti* Chun. Vergr. 333.

Fig. 3. Darstellung eines Hautorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun.

Fig. 4. Ansicht des ventralen Augenorgans von *Mastigotheuthis Hyorti* Chun. Vergr. 14.

Fig. 5. Leuchtzellen des Ventralorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Vergr. 700.

Fig. 6. Leuchtzellen des vorderen Augenorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Vergr. 700.

Fig. 7. Ventrales Augenorgan von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Eintritt eines Nerven (*n*) in den Reflector (*refl.*).

Fig. 5—7. Längsschnitte.

Tafel XVI.

Calliteuthis reversa juv.

Fig. 8. Exemplar Nr. 4. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 9. Exemplar Nr. 5. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 10. Exemplar Nr. 7. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 11. Exemplar Nr. 2. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 12. Exemplar Nr. 4. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 13. Exemplar Nr. 5. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 14. Exemplar Nr. 6. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 15. Exemplar Nr. 7. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.



Embryologische Studien an Pantopoden.

Von

V. Dogiel,

Professor an der Universität zu St. Petersburg.

Mit 109 Figuren im Text und Tafel XVII—XXII.

Inhaltsverzeichnis.

Material und Untersuchungsmethoden.

Als Material für die vorliegende Arbeit dienten mir verschiedene nordische Pantopodenformen. Als ich meine Untersuchungen begann, beabsichtigte ich die Entwicklung der Vertreter möglichst zahlreicher Pycnogonidenfamilien kennen zu lernen. Dieses Ziel konnte indessen leider nur zum Teil erreicht werden. Das Sammeln embryologischen Materials und die Beobachtungen intra vitam habe ich im Sommer

1909 an der Biologischen MURMAN-Station begonnen und im Sommer 1911 auf verschiedenen Stationen Englands und Norwegens fortgesetzt. In England arbeitete ich in dem "Dove Marine Laboratory" bei New-Castle und auf der Zoologischen Station zu Millport bei Glasgow, in Norwegen auf der Biologischen Station zu Drontheim (Trondhjem).

Außer dem von mir selbst gesammelten Material erhielt ich noch durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Leiters der Station zu Millport, Herrn ELMHIRST, ein reichliches Material über die Entwicklung von *Phoxichilidium* zur Barbeitung. Bei dem Sammeln des Materials kamen mir die Leiter und die Assistenten an den obenerwähnten Stationen bereitwilligst entgegen, wofür ich ihnen auch hier meinen aufrichtigen Dank ausspreche. Es sind dies die Herren Dr. DERJUGIN, Dr. KLUGE, Professor A. MEEK, Dr. STORROW, Dr. ELMHIRST und Dr. O. NORDGAARD.

Alles in allem ist es mir gelungen verschiedene Stadien in der Entwicklung nachstehender Formen zusammenzubringen:

Pycnogonum litorale Ström — vollständige Entwicklung.
Phoxichilus spinosus Montague — postembryonale Entwicklungsstadien.
Phoxichilidium femoratum Rathke — vollständige Entwicklung.
Anoplodactylus petiolatus Kröyer — postembryonale Entwicklung.
Anoplodactylus pygmaeus Hodge — postembryonale Entwicklung.
Ammothea laevis Hodge — postembryonale Entwicklung.
Pallene brevirostris Johnston — einzelne Entwicklungsstadien.
Nymphon strömii Kröyer — Entwicklung bis zum Stadium der sechsfüßigen Larve (ausschließlich).
Chaetonymphon spinosum Goodsir — vollständige Entwicklung.

Ich habe demnach die Möglichkeit erhalten, die Entwicklung von neun Arten, welche fünf verschiedenen Familien angehören, kennen zu lernen.

Die embryonalen Entwicklungsstadien wurden mit LENHOSSEKscher Mischung, seltener mit KLEINENBERGscher Flüssigkeit fixiert. Das mir von Herrn ELMHIRST übergebene Material an *Phoxichilidium* war mit 90° Alkohol fixiert und hatte sich nichtsdestoweniger recht gut erhalten. Zum Fixieren der Larven verwendete ich außer den oben genannten Mischungen auch noch eine schwache Lösung FLEMMINGscher Mischung.

Das Schneiden embryonaler Entwicklungsstadien der Pantopoden auf dem Microtom bietet große Schwierigkeiten infolge der bedeuten-

den Sprödigkeit der Objekte. Mehr oder weniger günstige Resultate kann man nur durch Einbetten mit Photoxylin-Paraffin erzielen. Dabei muß das Einbetten sehr langsam und allmählich vorgenommen werden, so daß es 10—12 Tage in Anspruch nimmt. Die Schnitte wurden von 5—10 μ Dicke angefertigt. Das Färben der Schnitte wurde nach verschiedenen Methoden ausgeführt, am häufigsten wandte ich indessen folgende Farbstoffe an: Safranin + Lichtgrün, DELAFIELDsches Hämatoxylin, Borax-Carmin bei Nachfärbung mit Pikrinsäure oder Lichtgrün.

Abgesehen hiervon wurde ein beträchtlicher Teil der Ergebnisse meiner Arbeit auf Grund von Untersuchungen lebender Objekte erzielt, wobei häufig die Methode der Färbung intra vitam angewendet wurde. Zum Studium des Nervensystems bediente ich mich als Färbemittel des Methylenblaus. Pantopodenexemplare mit Klumpen von Eiern oder Larven an den Beinen wurden in Gefäße mit schwacher Lösung von Methylenblau in Seewasser verbracht. Die Tiere ertragen den Aufenthalt in dem Farbstoff sehr gut und bleiben in demselben etwa zwei Wochen am Leben. Viele wertvolle Hinweise in bezug auf verschiedene kleine aber wichtige Details der Färbung mit Methylenblau erhielt ich durch Herrn D. J. DEINEKA, welcher mit mir zusammen auf der Biologischen MURMAN-Station arbeitete; ich möchte Herrn DEINEKA auch hier meinen aufrichtigen Dank für seine Ratschläge aussprechen.

Organe drüsigen Charakters, wie z. B. Hautdrüsen u. a. m., werden am besten mit Hilfe der Färbung durch Neutralrot differenziert. Bismarckbraun gibt annähernd die gleichen Resultate wie Neutralrot, unterscheidet sich aber von letzterem durch seine Tendenz, die Gewebe diffus zu färben.

Außer den erwähnten Methoden wurde zum Färben intra vitam bisweilen auch Nilblau und Lakmus angewendet; diese beiden Substanzen gaben keine befriedigenden Resultate.

Einen großen Nachteil der intravitalen Färbung bietet zweifellos die Schwierigkeit diese Objekte zu fixieren. Alle meine Versuche, das Methylenblau vermittels molybdänsauren wie auch pikrinsauren Ammoniums zu fixieren, blieben erfolglos. Es muß bemerkt werden, daß auch die Methode des Fixierens an und für sich für so zarte Objekte, wie die Pantopodenlarven es sind, eine wenig passende ist. Bei raschem Überführen der Larven aus dem molybdänsauren Ammonium über Alkohol in Xylol, ziehen die Larven sich außerordentlich stark zusammen und werden deformiert.

Typen der Entwicklung.

Schon einer der ersten Erforscher der Embryologie der Pantopoden, Kröyer, hat darauf hingewiesen, daß in der Entwicklung der verschiedenen Formen wesentliche Unterschiede zutage treten. Als den hauptsächlichsten Faktor, durch den diese Verschiedenheiten hervorgerufen werden, betrachtet Kröyer den größeren oder geringeren Reichtum der Eier an Dotter. Der gleichen Ansicht ist auch Meinert (1899), welcher die Larven des Pantopoden auf Grund dieses Merkmals in zwei Typen einteilt. Der erste Typus ist nach Meinert (1899, S. 16) durch gleichmäßige Furchung des Eies und den Übergang der Larve zum selbständigen Leben auf dem Protonymphon-Stadium ausgezeichnet. Der zweite Typus wird durch ungleichmäßige Eifurchung gekennzeichnet; der Embryo verbleibt bis zu späten Stadien im Ei, und wenn er auch ausschlüpft, so bleibt er doch auf dem Körper des Vaters sitzen. Die Feststellung eines Unterschiedes auf Grund des Charakters der Furchung kann wohl kaum als begründet angesehen werden, indem die Furchung selbst bei den an Dotter reichsten Formen anfangs eine äquale ist. Aus diesem Grunde wird man der weniger scharf ausgesprochenen Einteilung von Kröyer in dotterreiche und dotterarme Formen den Vorzug geben können. Nachdem ich eine große Anzahl von Vertretern der *Pantopoda* studiert hatte, bin ich ferner noch zu der Überzeugung gelangt, daß die erwähnten beiden Typen durch Übergänge miteinander verbunden sind. Im Hinblick hierauf habe ich es, um den Verlauf der embryonalen Entwicklung bequemer darlegen zu können, für nützlich erachtet, die von mir untersuchten Formen nicht in zwei, sondern in drei Gruppen einzuteilen.

Zu der ersten derselben gehören *Anoplodactylus*, *Phoxichilidium* und *Pycnogonum* (der Dotter nimmt von der ersten bis zur letzten Gattung an Reichtum zu).

Zur zweiten gehört *Nymphon strömii* Kröyer. *Ammothea echinata* Hodge muß nach den Angaben von Meisenheimer an die Grenze zwischen der ersten und zweiten Gruppe gestellt werden.

Zur dritten Gruppe gehören *Chaetonymphon spinosum* Goodsir und *Pallene brevirostris* Johnston.

Man kann es als durchaus festgestellt ansehen, daß diese Gruppierung in keinerlei Zusammenhang steht mit der Stellung der einzelnen Formen im System. So gehen in der Gattung *Nymphon* die einen

Arten (*N. strömii*) sofort nach dem Ausschlüpfen, auf dem Stadium der sechsfüßigen Larve, zu einem selbständigen Leben über; andre dagegen, wie z. B. *N. spinosum* und *N. elegans* (nach Meinert) bleiben fast bis zur Erlangung ihrer definitiven Gestalt an ihrem Erzeuger haften.

Eine treffende Bestätigung dieser meiner Auffassung erblicke ich auch darin, daß erst kürzlich Carpenter (1907, S. 97) bei einem Vertreter der Familie Pallenidae (*Pallenopsis spinipes* Carp.) eine typische sechsfüßige Larve entdeckt hat.

Es dürfte am naturgemäßesten sein, mit der ersten der drei oben aufgestellten Gruppen zu beginnen; nur diejenigen Formen, bei denen die Entwicklung nicht unter dem Einfluß der Anhäufung von Dotter beeinträchtigt ist, vermögen uns den Schlüssel für das Verständnis der verschiedenen embryologischen Prozesse in mit Nährmaterial überladenen Eiern zu liefern, und nicht umgekehrt.

Die embryonale Entwicklung.

Erste Gruppe.

Anoplodactylus petiolatus, *Anoplodactylus pygmaeus*, *Phoxichilidium femoratum*, *Pycnogonum litorale*.

Als Grundform für die Darlegung der Entwicklung dieser Gruppe betrachte ich *Pycnogonum*, indem ich da, wo es nötig ist, durch Ergebnisse aus der Embryologie von *Phoxichilidium* ergänzen werde. Was *Anoplodactylus* betrifft, so erinnert die Entwicklung dieser Gattung außerordentlich an diejenige von *Phoxichilidium* und wird nur in seltenen Fällen speziell erwähnt werden müssen.

Die Eier der Pantopoden werden bekanntlich durch die Männchen ausgetragen, welche sie an ihrem dritten Extremitätenpaare befestigen. Die Eier von *Pycnogonum* bilden ein großes, aus einem Stück bestehendes Polster, welches das Männchen unter seinem Bauche mit sich herumschleppt. Bei *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* tragen die Männchen mehrere Eierklumpen. Ein jeder dieser Klumpen entspricht einer besonderen Eiablage, so daß auf ein und demselben Männchen Eier der verschiedensten Entwicklungsstadien zu finden sind. Dazu kommt noch, daß die auf jedem einzelnen Männchen vorhandenen Eier höchstwahrscheinlich von mehreren Weibchen herstammen.

Die von einer Eihülle umgebenen Eier sind außerdem noch durch eine klebrige, geléeartige Substanz zu einer gemeinsamen Masse verklebt. Bei allen drei Gattungen der gegebenen Gruppe ist die Menge dieser Substanz eine sehr bedeutende, so daß die Eier durch dicke

Zwischenwände derselben voneinander getrennt sind und infolgedessen ihre regelmäßig-kugelförmige Gestalt durchaus bewahren.

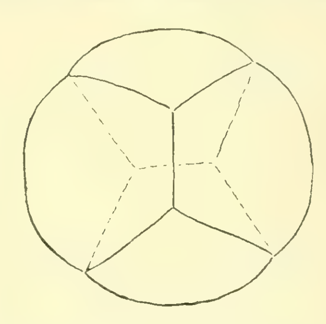
Die Furchung beginnt damit, daß das Ei durch die erste Furche in zwei vollständig gleiche Hälften geteilt wird (Textfig. 1)[1].

Für die Gattung *Phoxichilidium* ist ein analoges Bild schon von MORGAN (1891, Taf. III, Fig. *a*) mitgeteilt worden. Eine bestimmte Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene und den zukünftigen Richtungsebenen des Embryos habe ich, gleich MEISENHEIMER bei *Ammothea*, nicht feststellen können.

Die darauffolgende Furchungsebene verläuft senkrecht zu der ersten Ebene. Es entsteht ein Ei, welches aus vier gleichen Blasto-



Textfig. 1.
Pycnogonum. Stadium von zwei Blastomeren.



Textfig. 2.
Pycnogonum. Stadium von vier Blastomeren. Ocul. 4; Object. 4 mm.

meren besteht (Textfig. 2). Dabei legen die Berührungsflächen der Blastomeren eine konstante Anordnung an den Tag.

Diese Anordnung ist für *Phoxichilidium* schon von MORGAN (1891, Taf. III, Fig. *b*) abgebildet, für *Ammothea* dagegen durch MEISENHEIMER (1902, S. 193) ausführlich beschrieben worden. An beiden Eipolen stoßen nicht alle vier Blastomeren mit ihren Rändern zusammen, sondern nur zwei derselben, und zwar die beiden einander gegenüberliegenden. Dabei berühren sie einander in einer ziemlich großen Ausdehnung, weshalb an der Oberfläche des Eies an jedem der Pole eine Berührungslinie der beiden gegenüberliegenden Blastomeren zustande kommt. Während diese Linie an dem einen Pole von dem einen Blastomerenpaar gebildet wird, entsteht sie an dem andern Pol durch die Berührung des andern Blastomerenpaars. Beide Linien sind senkrecht zueinander angeordnet, so daß sie ein Kreuz miteinander bilden.

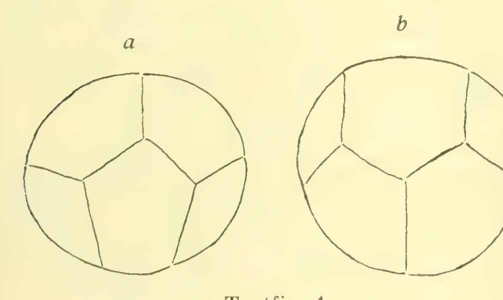
[1] Die Abbildungen im Text werde ich als Textfig. 1, 2 usw. bezeichnen, die Zeichnungen der Tafeln dagegen in der Weise: Taf. XVII, Fig. 1 usw.

Die nächste Teilungsebene steht wiederum senkrecht zu den beiden vorhergehenden, wobei die Regelmäßigkeit der Teilung noch vollständig erhalten bleibt (*Phoxichilidium*, Textfig. 3). Das achtzellige Stadium habe ich auf Totalpräparaten nur bei *Pycnogonum* beobachtet, wobei ich feststellen konnte, daß in der Anordnung der Blastomeren eine wesentliche Abweichung von den durch die früheren Autoren gegebenen Bildern zu bemerken ist. Bei *Phoxichilidium*, nach MORGAN (1891, Taf. III, Fig. *c*) und bei *Ammothea*, nach MEISENHEIMER (1902, Textfig. 5 u. 6) sind die nach der dritten Teilung entstehenden Zellen beider Quartette genau übereinander angeordnet. Was hingegen *Pycnogonum* betrifft, so kann ich mit Bestimmtheit angeben, daß die Zellen beider Quartette abwechselnd angeordnet sind, wodurch die Eier von *Pycnogonum* an Eier mit spiraligem Furchungstypus erinnern (Textfig. 4).



Textfig. 3.
Phoxichilidium. Ei auf dem Stadium von acht Blastomeren. Ocul. 4; Obj. Hom. Imm. 1/12.

Die Eier von *Ammothea* gehen nach MEISENHEIMER durch eine einzige synchronische Teilung der acht Zellen des vorhergehenden



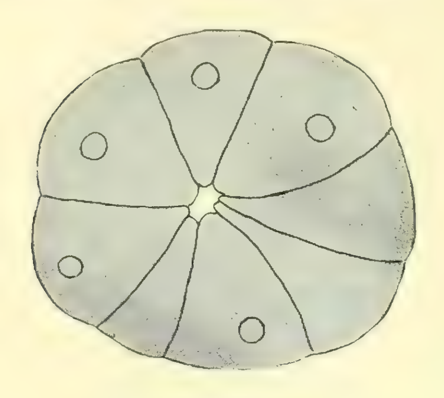
Textfig. 4.
Pycnogonum. Ei auf dem Stadium von acht Blastomeren. *a* u. *b*, Ansicht von zwei gegenüberliegenden Seiten. Ocul. 4; Object. 8 mm.



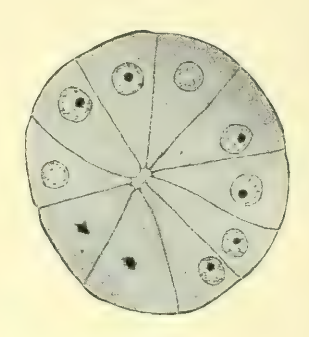
Textfig. 5.
Pycnogonum. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Stadiums zu dem 16-zelligen Stadium über. Was *Phoxichilidium* und *Pycnogonum* betrifft, so muß ich bemerken, daß bei ihnen auch Zwischenstadien zu zwölf Zellen möglich sind. Bei *Pycnogonum* ist auch auf dem 16-zelligen Stadium ein Hinweis auf eine spiralige Furchung zu bemerken, doch kann ich mich hierüber nicht in gleich bestimmter Weise aussprechen. Und zwar kann man an den Eipolen bisweilen ein deut-

liches, von vier Blastomeren gebildetes Kreuz bemerken, wobei diese vier Blastomeren mit den vier darunterliegenden abwechseln (Textfig. 5). Eine genaue Zählung der Zellen der weiteren Furchungen habe ich nicht angestellt. Die Zellen fahren fort sich zu teilen und auf dem



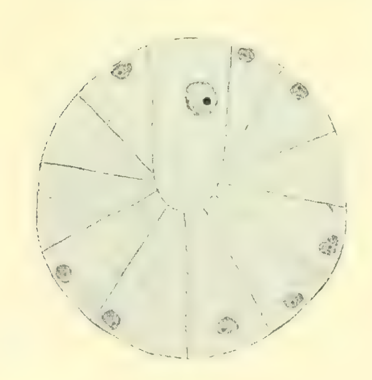
Textfig. 6.
Pycnogonum. Blastulastadium. Oc. 4; Object. 4 mm.



Textfig. 7.
Phoxichilidium. Blastulastadium. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

Stadium von etwa 32 Blastomeren entsteht eine aus ganz übereinstimmenden Furchungszellen bestehende Blastula (Textfig. 6 u. 7).

Im Mittelpunkt der Blastula befindet sich ein deutliches Blastocöl (entsprechend MEISENHEIMER und gegen MORGAN, welcher auf seiner Taf. I, Fig. 1 bei *Phoxichilidium* eine kompakte Blastula abbildet).

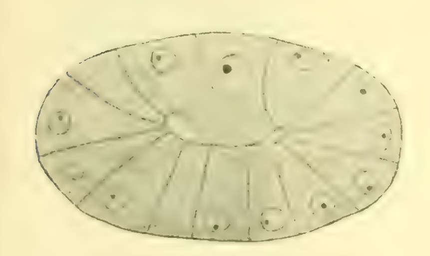


Textfig. 8.
Pycnogonum. Differenzierung der primären Entodermzelle. Oc. 4; Object. 4 mm.

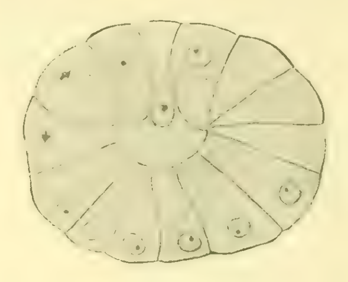
Von großem Interesse ist der Verlauf der Gastrulation, welcher außerordentlich an die analogen Erscheinungen bei verschiedenen Entomostraca erinnert.

Wenn die Menge der Zellen durch wiederholte tangentiale Teilungen in der Blastula die Zahl 64 oder etwas mehr erreicht, so beginnt eine der Zellen sich durch ihre größeren Dimensionen vor den übrigen Zellen auszuzeichnen (Textfig. 8). Auch der Kern dieser Zelle übertrifft die übrigen Kerne um das mehrfache an Größe. Bald darauf ändert sich die Gestalt sowie die Lage dieser Zelle unter den benach-

barten Zellen. Anfangs hatte sie, gleich den andern, die Gestalt einer mit ihrer Spitze dem Blastocöl zugewandten Pyramide (Fig. 8). Allein später rundet sich das innere Ende der Zelle allmählich ab und wird dicker. Die Zelle streckt sich nach dem Blastocöl zu in die Länge, ihr inneres Ende wird noch dicker und erfüllt die gesamte primäre Höhle, so daß die übrigen Zellen sich nunmehr mit ihren centralen Enden auf dasselbe stützen (*Phoxichilidium*, Textfig. 9 u. 10). Die große Zelle nimmt infolgedessen eine pilzförmige Gestalt an. Im allgemeinen erhält man den Eindruck, als fließe der Inhalt dieser Zelle allmählich von deren peripheren Ende nach dem centralen hinüber. Dieses Hinüberfließen wird von einer Verlagerung des Kernes begleitet, wel-



Textfig. 9.
Phoxichilidium. Beginn der Auswanderung der primären Entodermzelle in das Blastocoel. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.



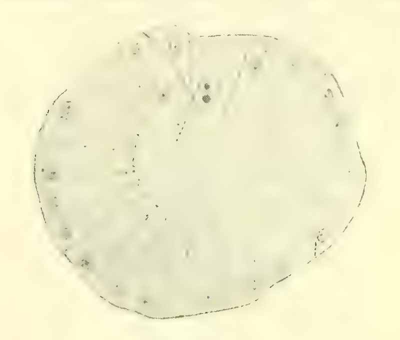
Textfig. 10.
Phoxichilidium. Die primäre Entodermzelle nimmt eine pilzförmige Gestalt an. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

cher schließlich in dem centralen birnförmigen Teil der Zelle zu liegen kommt, während er zuvor (wie auch in den übrigen Zellen der Blastula) an deren Peripherie lag. Diese große Zelle ist die erste Anlage des Mitteldarms, weshalb wir sie denn auch als Urentodermzelle bezeichnen können.

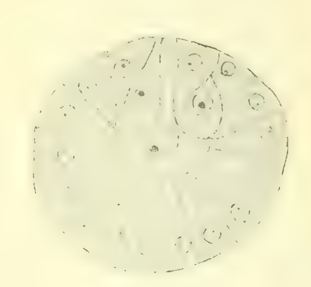
Gleichzeitig mit der Auswanderung der Entodermzelle nach dem Innern wird das Ei in der mit der Längsachse dieser Zelle übereinstimmenden Richtung etwas abgeplattet. Bald folgen auch die der Entodermzelle benachbarten und sie ringförmig umgebenden Zellen deren Beispiel und wachsen mit ihren Enden in der Richtung nach dem Centrum der Blastula, indem sie zusammen mit der Entodermzelle ein gemeinsames Bukett bilden (Textfig. 11, 12, 13). Wie aus den Zeichnungen hervorgeht, erinnert dieser Vorgang sehr an die typische Gastrulation; allein an der Oberfläche des Eies ist nicht die geringste Einstülpung zu bemerken, so daß im gegebenen Falle weder von einer Gastralhöhle noch von einem Blastoporus die Rede sein kann.

Den Ort, wo ein Teil der Blastulazellen in das Innere einwandert, hat Meisenheimer ganz richtig als die zukünftige Rückenseite des Embryos bestimmt. Je mehr sich die dorsalen Zellen einstülpen, um so weiter breiten sich die Zellen der unteren, ventralen Hemisphäre nach oben aus: es findet eine Epibolie der ins Innere wandernden Zellen durch diejenigen der ventralen Hemisphäre statt.

Meisenheimer beschreibt bei *Ammothea* Vorgänge, welche mit den soeben beschriebenen große Übereinstimmung zeigen. Ein wesentlicher

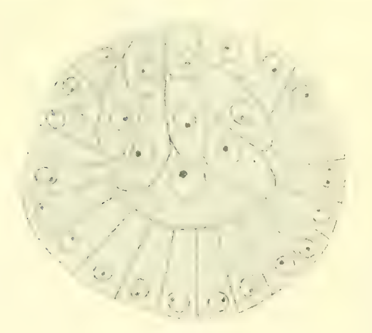


Textfig. 11.
Pycnogonum. Ocul. 4; Object. 4 mm.



Textfig. 12.
Phoxichilidium. Bildung des inneren Blattes. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

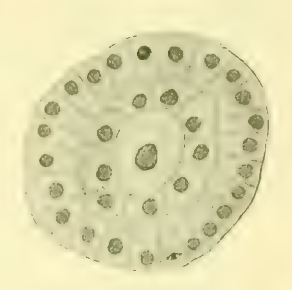
Unterschied ist indessen darin zu bemerken, daß nach Meisenheimer eine ganze Gruppe gleich großer Zellen gleichzeitig in das Innere hereinwächst. Dieser Umstand kann von zwei Ursachen abhängen: entweder fehlt bei *Ammothea* eine deutlich differenzierte Urentodermzelle, oder aber Meisenheimer hat dieselbe nicht bemerkt. Ich möchte einen so ausgezeichneten Forscher wie Meisenheimer nicht einmal einer kleinen Ungenauigkeit beschuldigen, allein seine eigne Arbeit enthält offenbar Angaben, welche auf das Vorhandensein einer Urentodermzelle bei *Ammothea* hinweisen. So ist auf Fig. 28 u. 31 seiner Taf. XV eine der Zellen bedeutend größer als alle übrigen. Zugunsten



Textfig. 13.
Phoxichilidium. Einwanderung des Zellenbuketts. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

meiner Annahme kann auch folgendes Zitat aus Meisenheimers Arbeit dienen: »Die Größendifferenz der Kerne beider Schichten ist zuweilen eine recht beträchtliche, namentlich wenn einige Kerne« (er selbst

zeichnet einen derartigen Kern) »der inneren Zellen vorübergehend sehr stark anschwellen« (1902, S. 201). Auf quer durch das Bukett aus sich einstülpenden Zellen geführten Schnitten ist deutlich zu sehen, wie eine große centrale Zelle von einem regelmäßigen Kranz aus acht bis zehn Zellen von geringerer Größe umgeben ist (Textfig. 14). Als das darauffolgende Entwicklungsstadium wird man die gänzliche Einwanderung der Zellen des Buketts nach innen ansehen müssen. Zuerst verliert die Entodermzelle ihren Zusammenhang mit der Körperoberfläche. Der dünne Stiel, vermittels dessen sie mit der Eioberfläche verbunden war, wird eingezogen, die Entodermzelle rundet sich ab und liegt jetzt ganz und gar an der Stelle des früheren Blastocöls. Nach ihr, aber etwas später, folgen auch die übrigen Zellen ihrem Beispiel: sie wandern nach dem Inneren und legen sich rings um die Entodermzelle, zwischen diese und das Ectoderm. Während dieses Vorganges rückt das Ectoderm der unteren (ventralen) Hemisphäre nach oben und bedeckt die Stelle, von wo die Zellen des Buketts ausgewandert sind (Textfig. 19).



Textfig. 14.
Phoxichilidium. Im Centrum liegt die Urentodermzelle, umringt von der Mesodermanlage. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

Auf dieser Seite des Embryos besitzen die Ectodermzellen eine kubische Gestalt, während auf der übrigen Oberfläche des Eies die äußere Schicht von Zellen das Aussehen eines Cylinderepithels darbietet. Der mehr flache Charakter des ectodermalen Epithels erlaubt es auch im Verlauf der weiteren Entwicklung diejenige Seite zu unterscheiden (wie wir später sehen werden ist es die dorsale), auf welcher die Einstülpung vor sich gegangen ist.

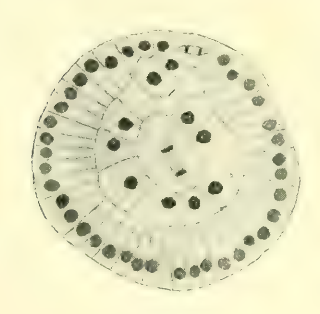
Die kleinen Bukettzellen, welche die Entodermzelle umgeben, halte ich für die Anlage des Mesoderms der sechsfüßigen Larve. Wir sehen demnach, daß die Bildung des inneren Blattes (Entoderm + Mesoderm) bei *Pycnogonum* und *Phoxichilidium* einen Prozeß darstellt, welcher die Mitte zwischen der Invagination und der Epibolie einnimmt. Ich muß dabei hervorheben, daß die Elemente des Mesoderms samt und sonders in das Innere einwandern und sich nicht etwa vermittels radialer Teilungen von den oberflächlichen Zellen abschnüren. Durch eine solche Abschnürung oder Delamination entsteht das Mesenchym bei *Lepas*, nach Bigelow (1902), und ein Teil des Mesoderms bei den Euphausidae, nach Taube (1909). Morgan endlich (1891, S. 4—5)

behauptet kategorisch, daß der »Entoblast« bei *Phoxichilidium* und *Tanystylum* durch multipolare Delamination hervorgeht.

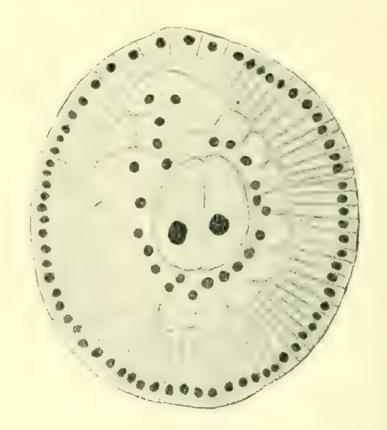
Nach meinen Beobachtungen geht weder bei *Phoxichilidium* noch bei *Pycnogonum* irgendetwas vor sich, was an eine Delamination erinnern würde, so daß wir es in den Untersuchungen von Morgan höchst wahrscheinlich mit einem groben Versehen in der Beobachtung zu tun haben.

Während der Bildung des inneren Blattes sind Mitosen nur im Ectoderm zu beobachten, dessen Zellen sich dazu noch ausschließlich in tangentialer Richtung teilen.

Wir wollen nunmehr das weitere Schicksal des inneren Blattes verfolgen. Seine Zellen beginnen sich zu teilen. Die erste Teilungsfigur tritt stets in der Urentodermzelle auf (Textfig. 15), während die Teilung einiger Mesodermzellen später



Textfig. 15.
Phoxichilidium. Erste Teilung der Entodermzelle. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

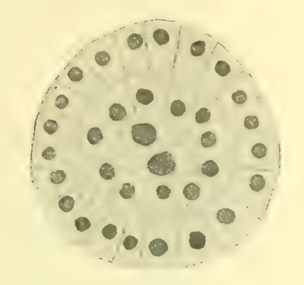


Textfig. 16.
Pycnogonum. Stadium, wo das Entoderm aus zwei Zellen besteht. Oc. 4; Object. 4 mm.

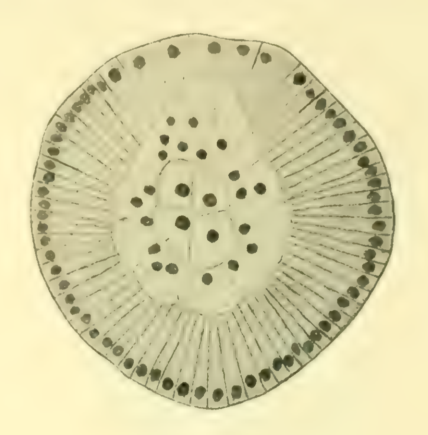
beginnt. Die Urentodermzelle teilt sich nach und nach in zwei, vier und acht Zellen, welche vor dem Mesoderm sehr deutlich durch die größere Menge des in ihnen enthaltenen Dotters ausgezeichnet sind (Textfig. 16, 17, 18, 19). Diese Zellen fahren fort sich weiterhin zu teilen und später bildet sich gerade an ihrer Stelle der Mitteldarm. Man wird natürlich die Möglichkeit nicht völlig leugnen können, daß auch ein Teil der von mir als Mesodermzellen angesehenen Elemente an der Bildung des Mitteldarmes beteiligt ist. Man kann dies aus dem Grunde nicht leugnen, weil der schroffe Unterschied zwischen den Elementen des Entoderms und der Mesoderms auf späteren Stadien wieder ausgeglichen wird. Auf Grund der scharfen Differenzierung der primären Entodermanlage und des Umstandes, daß

bei der sechsfüßigen Larve von *Phoxichilidium* der Mitteldarm nur wenige Dutzende von Zellen enthält, halte ich es aber für unvergleichlich wahrscheinlicher, daß der gesamte entodermale Teil des Darmes aus einer einzigen Urentodermzelle hervorgeht.

Das die Entodermanlage umgebende Mesoderm, welches zuerst aus einer Zellschicht besteht, wird nach und nach zweischichtig. Hierzu führen häufig zu beobachtende Teilungen der Mesodermzellen. Die Teilungsspindeln in den Zellen des mittleren Blattes sind



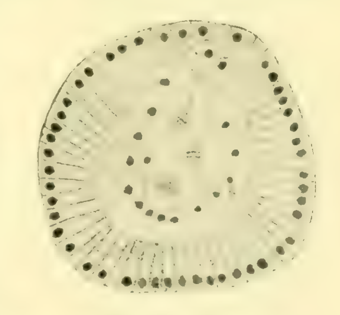
Textfig. 17.
Phoxichilidium. Das Entoderm besteht aus zwei Zellen. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.



Textfig. 18.
Pycnogonum. Oc. 4; Object. 4 mm.

ohne merkbare Regelmäßigkeit in den verschiedensten Richtungen angeordnet.

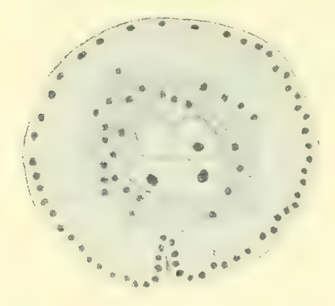
Der Unterschied von dem entsprechenden Entwicklungsstadium bei *Ammothea* (nach Meisenheimer, 1902) besteht nur darin, daß bei letzterer 1) die Stelle, wo die Zellen des inneren Blattes nach innen ausgewandert sind, lange Zeit hindurch nicht vom Ectoderm überwachsen wird, und 2) das Mesoderm im Verlauf eines längeren Zeitabschnittes einen einschichtigen Charakter bewahrt.



Textfig. 19.
Pycnogonum. Übergang des Entoderms vom vierzelligen zum achtzelligen Stadium. Oc. 4; Object. 4 mm.

Dagegen legen die darauffolgenden Entwicklungsvorgänge eine außerordentliche Übereinstimmung mit den Verhältnissen an den Tag, wie sie von Meisenheimer beschrieben worden sind. Ich muß überhaupt bemerken, daß die Arbeit dieses Autors unschätzbare Dienste bei dem Studium der Pantopodenembryologie leistet.

Am unteren, ventralen Eipol tritt eine Furche auf, welche allmählich tiefer wird und sich über die ganze untere Hemisphäre hinzieht (Taf. XVII, Fig. 2; Textfig. 20). Mit der Bildung dieser Furche erhalten wir zum ersten Mal die Möglichkeit den Embryo genau zu orientieren. Die Furche fällt mit der medianen Ventrallinie des Embryos zusammen und ein jeder der Wülste, welche sie seitlich begrenzen, entspricht der gemeinsamen Anlage der drei Extremitäten der entsprechenden Körperhälfte. Der Ort der Einstülpung des inneren Blattes, welcher von kubischen Ectodermzellen bedeckt ist, liegt an der Dorsalseite, einem Ende der Furche genähert; wie aus späteren Stadien zu ersehen ist, entspricht dieses Ende dem zukünftigen vorderen Körperende der Larve. Der die Stelle der Versenkung des inneren Blattes bedeckende Ectodermbezirk bildet nunmehr eine anfangs seichte Einstülpung,



Textfig. 20.
Pycnogonum. Querschnitt. Oc. 4; Object. 4 mm.

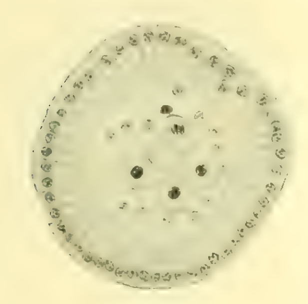


Textfig. 21.
Phoxichilidium. Im Mittelpunkt sind zwei Entodermzellen zu sehen. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

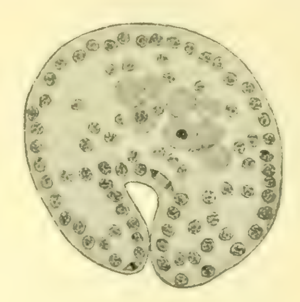
welche allmählich tiefer wird und das Stomodäum ergibt (Fig. 21). Das innere Ende des Stomodäum berührt bald das Entoderm, aber die Grenze zwischen ihm und der Entodermanlage ist stets deutlich zu erkennen. Inzwischen wird auf der Ventralseite des Embryos eine Querfurche angelegt, welche die Anlage der p^1 abgrenzt. Dementsprechend entstehen auf näher zur Ventralseite geführten Frontalschnitten durch das betreffende Stadium vier Abschnitte: die zwei kleineren derselben stellen die p^1 dar, die zwei größeren dagegen die gemeinsame Anlage der p^2 und p^3.

Bevor ich die Beschreibung der äußeren Veränderungen am Embryo beschließe, muß ich bemerken, daß etwas später auch die Anlagen der p^2 und p^3 durch die zweite Querfurche abgegrenzt werden. Von großer Wichtigkeit ist der erstmals von Meisenheimer beschriebene Vorgang der allmählichen Verlagerung des Stomodäums und der Schnabel-

anlage von der Dorsalseite des Embryos nach dessen vorderen Pol, ein Vorgang, welcher von einer Verlagerung der p^1 nach dem Rücken, ihrer definitiven Lage, begleitet wird. Bei *Pycnogonum* geht diese Erscheinung genau in der gleichen Weise vor sich, wie bei *Ammothea*. Bei *Phoxichilidium* ist insofern ein Unterschied zu bemerken, daß der Schnabel viel tiefer herabsinkt, als bei den beiden oben genannten Formen und schließlich fast senkrecht zur Bauchfläche des Embryos gerichtet ist. Der Schnabel entsteht in Gestalt eines ringförmigen Hautwulstes um die Einstülpung des Stomodäums und besteht ab origine aus drei Antimeren, worauf man auf Grund von Querschnitten schließen kann. Wir sind demnach nunmehr zu einem Stadium gelangt,



Textfig. 22.
Phoxichilidium. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.



Textfig. 23.
Phoxichilidium. Querschnitt. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

wo der kurze, runde Körper des Embryos vorn mit einem konischen Vorsprung, welcher den Schnabel darstellt, und auf der Ventralseite mit drei Höckerpaaren — den Anlagen der Extremitätenpaare — versehen ist.

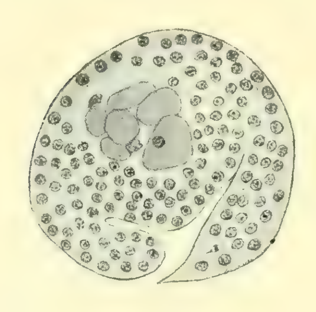
Um diese Zeit erleidet die innere Zellenmasse des Embryos folgende Veränderungen. Sowohl im Entoderm wie auch im Mesoderm werden die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen weniger deutlich. In der Entodermanlage geht eine Differenzierung der Zellen in zwei Typen vor sich. Ein Teil der Zellen wird ärmer an Dotter, so daß die Kerne solcher Zellen bisweilen nur noch von einem dünnen Protoplasmasaum eingerahmt sind; ein andrer Teil bewahrt das Aussehen großer, homogener Dotterkügelchen mit einem sich intensiv färbenden Kern im Inneren (Fig. 22, 23, 24).

Einige dieser Kugeln besitzen offenbar gar keinen Kern. Meiner Ansicht nach hängt dieser Umstand davon ab, daß die kleinen Entodermzellen aus den großen durch Abtrennung ihres dotterreichen

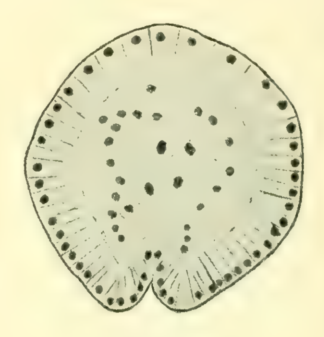
Teiles gebildet werden. Diese Differenzierung des Entoderms tritt um so deutlicher zutage, je weiter die Bildung der sechsfüßigen Larve fortschreitet.

Den für die Untersuchung schwierigsten Augenblick in der Entwicklung des Darmes bildet die Umwandlung der erwähnten entodermalen Masse in den Mitteldarm der Larve.

Diese Umwandlung besteht darin, daß die Entodermanlage sich vor allem längs ihrer Peripherie scharf von dem Mesoderm absondert, während in ihrem Mittelpunkt eine kleine Höhle auftritt; es entsteht ein ovales Säckchen mit sehr dicken Wandungen. Während die Ge-



Textfig. 24.
Phoxichilidium. Querschnitt. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

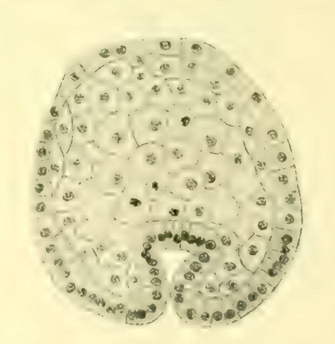


Textfig. 25.
Pycnogonum. Querschnitt. Im Mittelpunkt Entoderm. Es beginnt die Differenzierung des Mesoderms der Extremitäten. Oc. 4; Object. 4 mm.

samtheit der Entodermelemente zuvor eine lockere Masse durcheinandergemengter Zellen und Dotterklümpchen darstellte, bestehen die Wände des Säckchens nunmehr aus einem gemeinsamen Syncytium, in dessen Protoplasma die Dotterkerne dicht zusammengedrängt liegen. Die Dotterkugeln sind nicht mehr zu unterscheiden. Es erscheint mir am wahrscheinlichsten, daß die Höhlung des Darmes gleichsam durch Ausschwitzen entsteht, indem durch eine allmähliche Ansammlung von Flüssigkeit im Centrum und den durch dieselbe auf die Magenwandungen ausgeübte Druck eine Verdichtung dieser Wandungen hervorgerufen wird. Die Darmwandungen der Larve werden vorzugsweise auf Kosten der kleinen Entodermzellen aufgebaut. Ich nehme dies aus dem Grunde an, weil wenigstens ein Teil der großen Dotterkugeln nur als Nährmaterial dient, und die in ihnen enthaltenen Kerne als Dotterkerne (Vitellophagen) anzusehen sind. Dies ist aus der Fig. 16 der Taf. XVII deutlich zu ersehen, welche einen Schnitt durch den Darm der völlig ausgebildeten sechsfüßigen Larve darstellt. Hier

und da sind in den Zellen des Darmepithels noch allmählich der Verdauung unterliegende Dotterkugeln zu bemerken; eine derselben, im Innern der Zelle gelegen, ist sogar von einer Höhlung umgeben, d. h. sie liegt im Innern einer Nahrungsvacuole.

Das Schicksal des Mesoderms ist entsprechend dem, was MEISENHEIMER bei *Ammothea* beschrieben hat, ein sehr einfaches. Die Zahl der Zellen, aus denen es besteht, wird immer größer, während die Grenzen zwischen ihnen undeutlicher werden. Allein auf Grund der Anordnung der Kerne kann man ersehen, daß das Mesoderm einen mehrschichtigen Charakter annimmt. Bei zunehmender Differenzierung der Extremitäten durch Hereinwachsen der früher erwähnten Höcker in den Körper, werden auch die die Anlage einer jeden Extremität ausfüllenden Mesodermbezirke abgegrenzt (Fig. 25). Diese ganze Zeit über hat das Mesoderm das Aussehen einer kompakten Plasmamasse mit unregelmäßig angeordneten Kernen; irgendwelche Höhlungen oder leere Räume sind in derselben nicht vorhanden. Erst wenn die Extremitäten beginnen sich in die Länge zu strecken und der Embryo selbst sich bereits dem Stadium der sechsfüßigen Larve nähert, lockert sich die Mesodermmasse, die Zellgrenzen treten von neuem hervor und die Zellen differenzieren sich zu Muskeln usw.



Textfig. 26.

Pycnogonum. Querschnitt. Die spindelförmigen Zellen an den Körperseiten sind die Anlagen von Muskeln. Oc. 4; Object. 4 mm.

Es muß übrigens bemerkt werden, daß man hier und da Exemplaren von Embryonen begegnet, welche zeigen, daß die Grenzen zwischen den Zellen während der gesamten Entwicklung erhalten bleiben können (Textfig. 26). Ich vermute daher, daß der syncytiale Charakter des Mesoderms, der von mir und MEISENHEIMER wie auch von MORGAN beobachtet wurde, in beträchtlichem Maße von der Wirkung der fixierenden Reagentien abhängt.

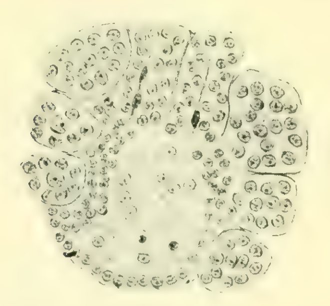
Das Hauptprodukt der Differenzierung des Mesoderms stellen die Muskelzellen dar.

Schon auf verhältnismäßig frühen Stadien (Textfig. 26) kann man im Mesoderm einzelne Elemente unterscheiden, welche sich in die Länge strecken und eine spindelförmige Gestalt annehmen; es sind dies eben die ersten Anlagen der Muskelzellen.

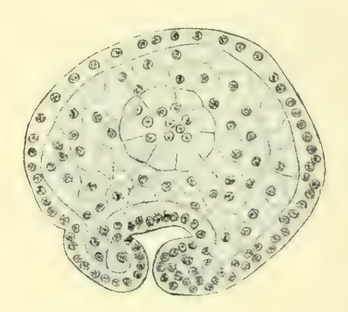
Außer Muskeln entstehen auf Kosten des Mesoderms auch zahl-

reiche, frei in der Leibeshöhle der sechsfüßigen Larve herumschwimmende Zellen, von denen gelegentlich der Beschreibung dieses Stadiums eingehender die Rede sein wird. Aus dem Mesoderm bilden sich auch zellige Stränge, welche von dem Darm der Larve nach der Wandung ihres Körpers hinziehen. Ein Teil der am vorderen Körperende liegenden Mesodermzellen wandert in den Zwischenraum zwischen der äußeren Schnabelwand und der Speiseröhre, wo er die Schnabelmuskulatur ergibt (Textfig. 27). Bei der vorhergehenden Beschreibung habe ich die Entwicklung des Nervensystems nicht berührt, weil dieselbe, verglichen mit der Entwicklung bei *Ammothea*, keinerlei interessante Züge darbietet.

Einstweilen nehmen die Extremitäten des Embryos ihre definitive Gestalt an. Es geht dies auf folgende Weise vor sich. Die Anlagen der



Textfig. 27.
Phoxichilidium. Frontalschnitt. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.



Textfig. 28.
Pycnogonum. Querschnitt. Im Mittelpunkt sieht man die durchschnittene Speiseröhre. Oc. 4; Object. 4 mm.

Extremitäten wachsen stark in die Länge, indem sie in der Richtung zur medianen Ventrallinie auswachsen. Hier müßten die entsprechenden Extremitäten der gegenüberliegenden Körperseiten miteinander zusammenstoßen, allein dies findet nicht statt, da die Extremitäten beider Seiten in abwechselnder Reihenfolge angeordnet sind. Eine derartige Anordnung der Extremitäten zeichnet auch Meisenheimer, wobei nach diesem Autor bald die Extremitäten der rechten Seite vor denen der linken Seite liegen können (1902, Taf. XIII, Fig. 6), bald umgekehrt (1902, Taf. XIII, Fig. 5, 7, 8, 9). Bezüglich *Phoxichilidium* findet sich in dem Hefte, in dem ich meine täglichen Beobachtungen einzeichnete, die Bemerkung, daß die linken p^2 und p^3 stets vor den entsprechenden rechten Extremitäten liegen (Taf. XXII, Fig. 8). Was das erste Extremitätenpaar betrifft, so biegt sich dasselbe bei *Pycnogonum* von den Seiten aus nach der Ventralseite um, parallel zu p^2 und p^3,

wie dies auch bei *Ammothea* der Fall ist; bei *Phoxichilidium* dagegen, dessen Schnabel stark ventralwärts verlagert ist, biegt sich das erste Extremitätenpaar von vorn her nach der Ventralseite um, indem es annähernd senkrecht zu den beiden übrigen Extremitätenpaaren angeordnet ist (Taf. XXII, Fig. 8).

In der Entwicklung der p^1 von *Pycnogonum* habe ich die interessante Erscheinung beobachten können, daß von den beiden Scherengliedern das bewegliche Glied vor dem unbeweglichen angelegt wird. Infolgedessen haben die p^1 auf einem gewissen Stadium eine hakenförmige Gestalt, gleich den Anlagen der übrigen Extremitätenpaare (Taf. XVII, Fig. 3). Diese Erscheinung hat aber wiederum eine gewisse Bedeutung bei der Homologisierung der p^1 mit den Gliedmaßen der übrigen Arthropoden. Sie weist darauf hin, daß die p^1 aus typischen Gangbeinen hervorgegangen sind, und daß ihr Scherencharakter bei den Pantopoden ein erworbenes Merkmal darstellt.

Die Larven von *Pycnogonum* sind, wie bekannt, durch die außerordentlich starke Ausbildung des Spinndorns an dem Basalglied der p^1 ausgezeichnet, die Larven von *Phoxichilidium* dagegen durch die ebenso starke Verlängerung der Endglieder der p^2 und p^3. In beiden Fällen umschlingen die erwähnten, die Gestalt langer Fäden oder Ranken besitzenden Anhänge, um innerhalb der Eischale Platz zu finden, den Körper der in der Bildung begriffenen Larve mit zwei Windungen.

Indem ich hiermit die Betrachtung der Entwicklung von *Pycnogonum* und *Phoxichilidium* innerhalb des Eies abschließe, möchte ich noch die hier erhaltenen Resultate mit den Angaben MEISENHEIMERS für *Ammothea* vergleichen. Meine Beschreibung weicht in zwei Punkten von diesen Angaben ab. Erstens habe ich im Gegensatz zu MEISENHEIMER, welcher eine gemeinsame Anlage des inneren Blattes beschreibt, von allem Anfang an eine deutliche Differenzierung dieses letzteren in Entoderm und Mesoderm beobachtet. Dabei geht das gesamte Entoderm aus der einzigen Urentodermzelle hervor. Die Entwicklung der beiden erwähnten Pantopodengattungen ist demnach zu dem determinativen Typus zu rechnen.

Der zweite Widerspruch betrifft die Differenzierung des Mesoderms. Nach MEISENHEIMER (1902, S. 207) zerfällt die innere, den Embryo von *Ammothea* ausfüllende Masse in einen mittleren Abschnitt, aus dem der Mitteldarm hervorgeht, zwei seitliche Teile, welche das »Mesenchym-Muskelgewebe« der Larve entstehen lassen und einen dorsalen Abschnitt, welcher die Anlage des Herzens darstellt. Letzteren be-

schreibt MEISENHEIMER in Gestalt »einer dorsalwärts sich abspaltenden Platte« (1902, S. 210). Meiner Ansicht nach begeht MEISENHEIMER hier einen argen Fehler, indem er diese dorsale Zellenplatte für die erste Anlage des Herzens ansieht. Aus dem dorsalen Mesodermabschnitt bilden sich nach meinen Beobachtungen hauptsächlich diejenigen Zellen, welche wir späterhin in der Leibeshöhle der sechsfüßigen Larve zerstreut liegend antreffen.

Gegen die Auffassung von MEISENHEIMER sprechen vor allem seine eignen Worte. Auf Seite 210 schreibt er, daß die anfangs ganze Herzanlage in einzelne Zellen zerfällt, »(deren) eigentümliche, histologische Struktur läßt darauf schließen, daß sie zum mindesten vorübergehend eine excretorische Funktion besitzen«. Allein damit soll ihre Rolle angeblich noch nicht erschöpft sein, indem aus ihnen späterhin das Herz gebildet wird. Abgesehen davon, daß eine solche Annahme a priori wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, kann sie nur von einem Forscher ausgehen, welcher mit der postembryonalen Entwicklung der Pantopodenlarve nicht bekannt ist.

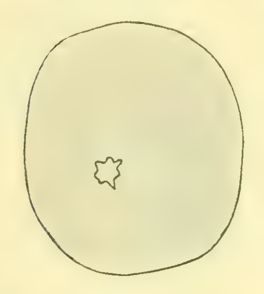
Das Herz entsteht unvergleichlich später und, was die Hauptsache ist, in demjenigen Abschnitt des Rumpfes, welcher hinter dem dritten Extremitätenpaar gelegen ist, d. h. in einem Körperabschnitt, welcher bei der sechsfüßigen Larve (bei der auch MEISENHEIMER seine Herzanlage gefunden hat) noch gar nicht angelegt ist. Außerdem sind die von MEISENHEIMER beschriebenen excretorischen Zellen, welche aus seiner dorsalen Zellenplatte hervorgehen, durchaus nicht an der dorsalen Seite des Körpers angehäutt, sondern sie liegen überall zerstreut und werden sogar im Innern der Extremitäten angetroffen. Alle diese Tatsachen veranlassen mich an der Deutung des dorsalen Mesodermabschnittes zu zweifeln, wie sie von MEISENHEIMER vorgeschlagen wird.

Zweite Gruppe.

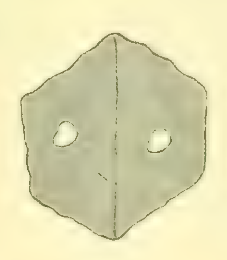
Zu der zweiten Gruppe, d. h. zu den Formen mit mittlerer Dottermenge in den Eiern, gehört *Nymphon strömii* Kröyer. Die Eierklumpen dieser Art besitzen den Charakter einer kompakten, ziemlich festen Masse, durch deren Mitte die eiertragenden Extremitäten der Pantopoden hindurchgestreckt sind. Das Herabgleiten dieser Muffen von den Füßen wird durch den Umstand verhindert, daß das fünfte Glied der p^3, an welchem die Muffe sitzt, von seinem proximalen nach dem distalen Ende zu dicker wird. Reißt man den Fuß ab und zieht die Muffe vorsichtig in der Richtung nach der Basis der Gliedmaße,

so läßt sie sich sehr leicht von dem Fuß herunternehmen. Auf Grund dieser Beobachtung glaube ich die Erweiterung der Endabschnitte der p^3, wie wir sie bei vielen Pantopoden antreffen (so z. B. bei der Gattung *Cordylochele*), eben für eine Vorrichtung ansehen zu können, durch welche die Eierklumpen an ihrer Stelle festgehalten werden.

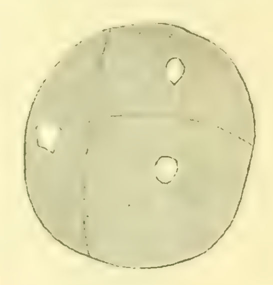
Im Gegensatz zu *Phoxichilidium* und *Pycnogonum* ruhen die Eier von *Nymphon strömii* nicht frei in einer gemeinsamen gallertigen Masse, sondern sie sind dicht miteinander verklebt. Infolgedessen wird auch die kugelförmige Gestalt der Eier zu einer vielkantigen. Am häufigsten erinnert ein Schnitt durch den Eierklumpen von *Nymphon* an das Bild, welches uns eine Bienenwabe bietet: die sechseckigen Zellen der Wabe sind durch die einzelnen Eier repräsentiert. Allein an den Rändern der Muffe und häufig auch in deren Mitte (besonders auf späteren Stadien) können die Eier auch eine völlig unregelmäßige Gestalt aufweisen.



Textfig. 29.
Nymphon. Ei vor Beginn der Furchung. Oc. 4; Object. 8 mm.



Textfig. 30.
Nymphon. Stadium von zwei Blastomeren. Oc. 4; Object. 8 mm.



Textfig. 31.
Nymphon. Stadium von vier Blastomeren. Oc. 4; Object. 8 mm.

Man wird sich leicht vorstellen können, wie sehr die richtige Orientierung des Embryos durch diesen Umstand erschwert wird. Einzelne Eier aus der Muffe herauszupräparieren ist nicht möglich, da die Eier zu fest miteinander verklebt sind.

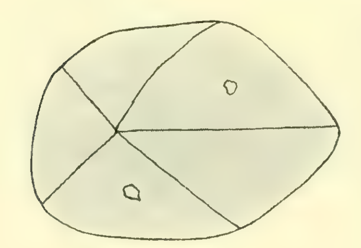
Das Alter der Eiermuffen kann bis zu einem gewissen Grade schon nach ihrer äußeren Gestalt bestimmt werden. Kürzlich abgelegte Muffen sind durch ihre milchweiße Färbung ausgezeichnet, während Muffen, welche Eier auf späteren Entwicklungsstadien enthalten, schmutzig-gelb oder selbst gelblich-braun gefärbt sind.

Vor dem Beginn der Furchung ist das Ei von *Nymphon strömii* (Textfig. 29) dicht mit kleinen Dotterkörnchen angefüllt, welche gleichmäßig über das ganze Ei verteilt sind. Nach Färbung mit Safranin und Lichtgrün werden diese Körner rosafarben, wobei ihr Centrum

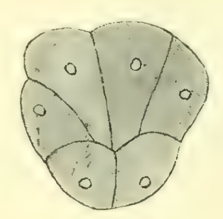
intensiver gefärbt wird, als die Peripherie; die Oberfläche der Körner ist gleichsam von einer äußerst dünnen bläulich-grünen Membran umgeben (Taf. XVIII, Fig. 25). Zwischen den Körnern, namentlich in der Nähe des Eikernes, sind dünne Zwischenwände aus feinkörnigem Protoplasma zu bemerken.

Der Beginn der Furchung erinnert sehr an die Furchung der Eier der ersten Gruppe, und zwar ist sie eine totale und anfangs durchaus äquale. Für die Stadien mit zwei Blastomeren ist dies auf der Textfig. 30 sehr deutlich zu erkennen. Das gleiche läßt sich auch in betreff des vierzelligen Stadiums sagen (Textfig. 31). Aus acht Blastomeren bestehende Stadien haben mir leider nicht vorgelegen, allein bei aus 12—16 Zellen bestehenden Eiern tritt ein Unterschied in der Größe der Zellen an zwei einander gegenüberliegenden Eipolen bereits ganz deutlich hervor (Textfig. 32 u. 35).

Das Ei kann in zwei ungleiche Hälften zerlegt werden. Die größere



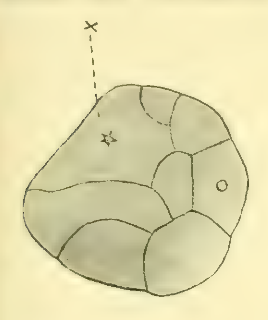
Textfig. 32.
Nymphon. Stadium von 16 Blastomeren.



Textfig. 33.
Nymphon. Stadium von etwa 24 Blastomeren.

Hälfte wird von vier bis fünf Zellen gebildet, welche bedeutend größer sind, als die übrigen, die andre Hälfte ausmachenden Zellen. Von den fünf großen Zellen ist die eine augenscheinlich durch ihre besonders großen Dimensionen ausgezeichnet. Ich sage augenscheinlich, da ich über die Größe der Zellen nur auf Grund von Schnitten urteilen konnte; die eine der Zellen kam mir dabei auf einer viel größeren Anzahl von Schnitten zu Gesicht, als irgendeine der andern Zellen (Textfig. 34 x). Die Macromeren, wie man diese großen Zellen nennen kann, sind viel länger als die Micromeren und haben die Gestalt von Pyramiden, deren Spitzen alle nach ein und demselben Punkt im Innern des Eies gerichtet sind (Textfig. 33). Dieser Punkt fällt wegen der Ungleichheit der Eihälften nicht mit dem Mittelpunkt des Eies zusammen, sondern ist etwas in der Richtung nach der aus kleineren Zellen bestehenden Hemisphäre verlagert. Die Kerne besitzen in allen Blastomeren eine

unregelmäßige Gestalt, indem die Kernmembran zahlreiche Vorsprünge und Falten bildet. Die Kerne werden verhältnismäßig schwach gefärbt; ihr Chromatin liegt in Gestalt kleinster Körnchen namentlich der Kernmembran an und nur das runde Kernkörperchen ruht im Innern des Kernes. Dieses Stadium werden wir mit der Blastula von *Pycnogonum* vergleichen können. Allein bei *Nymphon* besteht ein wichtiger Unterschied von der Entwicklung nach dem ersten Typus und zwar 1) in der Differenzierung der Furchungszellen zu Macromeren und Micromeren



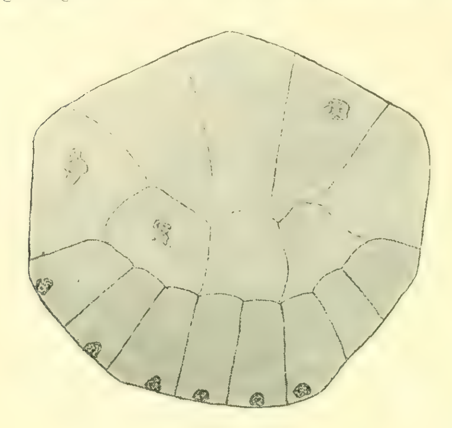
Textfig. 34.
Nymphon. Ei mit differenzierter großer Zelle *x*. Oc. 4; Object. 8 mm.

Textfig. 35.
Nymphon. Oc. 4; Object. 4 mm.

wie auch 2) darin, daß in den Eiern von *Nymphon* ein Blastocöl vollständig fehlt und nicht einmal für kurze Zeit auftritt.

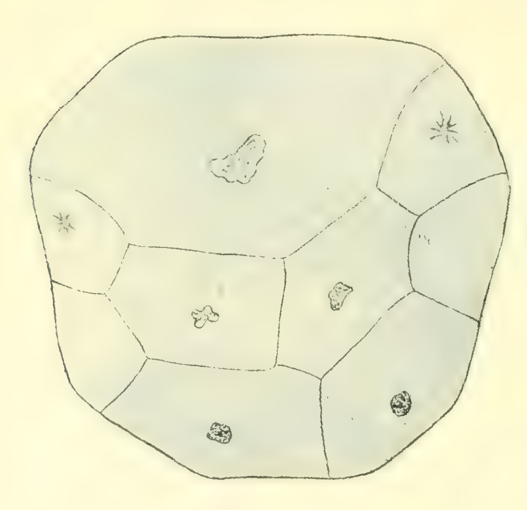
Die weitere Entwicklung besteht in der Teilung der Zellen beider Hemisphären in tangentialer Richtung. Dabei teilen sich die Micromeren viel rascher als die Macromeren, wobei sie die diesen letzteren entsprechende Hemisphäre mützenförmig umwachsen. Da dieser Umwachsungsprozeß bei *Pycnogonum* und *Phoxichilidium* in der Richtung von dem unteren (ventralen) nach dem oberen (dorsalen) Pol vor sich geht, so erhalten wir bei *Nymphon* die Möglichkeit, die Macromerenhemisphäre als die obere, die Micromerenhemisphäre dagegen als die untere anzusprechen. Beide Hemisphären gehen allmählich ineinander über. Die Macromeren sind nicht alle von gleicher Größe, und die größten derselben liegen dicht am Pol der oberen Hemisphäre, während die Macromeren von geringeren Dimensionen jenen Gürtel der oberen Hemisphäre einnehmen, längs welchem diese an die untere Hemisphäre grenzt.

Der nächstfolgende Moment in der Entwicklung gibt uns das Bild der Differenzierung der drei Keimblätter. Ein Teil der längs dem Eiäquator, an der Grenze der Micromeren liegenden Macromeren (deren geringste, von mir beobachtete Zahl vier beträgt) dringt zwischen der Micromerenkappe und den übrigen Macromeren hindurch in das Innere des Eies hinein (Textfig. 36 u. 37) und bildet die erste Anlage des Mesoderms.



Textfig. 36.
Nymphon. Beginn der Differenzierung des Mesoderms (centrale Zellen). Oc. 4; Object. 4 mm.

Von diesem Augenblick an können wir bereits sagen, daß die centralen, größten Macromeren der oberen Hemisphäre das Entoderm und der Gürtel der wenigen großen Macromeren das Mesoderm darstellen, während die Micromerenkappe aus ectodermalen Elementen besteht.

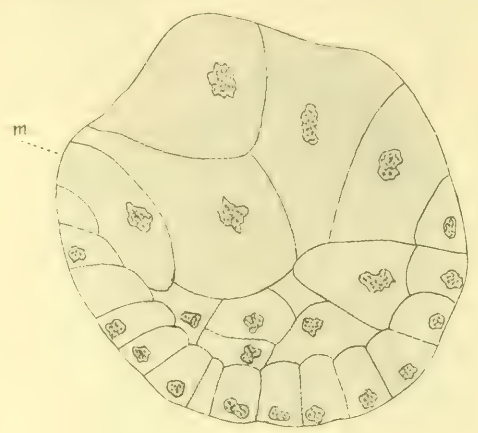


Textfig. 37.
Nymphon. Querschnitt, welcher die bilaterale Anordnung der Zellen erkennen läßt. Oc. 4; Object. 4 mm.

Wie ich schon früher bemerkt habe, ist eine regelrechte Orientierung der Eier von *Nymphon* und deren Studium in toto nicht möglich, wodurch die Untersuchung der frühen Stadien außerordentlich erschwert wird.

Aus diesem Grunde wage ich es nur mit Vorbehalt auszusprechen, daß in den Eiern von *Nymphon* auf dem oben beschriebenen Stadium augenscheinlich eine wohl ausgesprochene bilaterale Symmetrie zu bemerken ist. Eine solche ist ganz deutlich auf einigen Schnitten ausgesprochen, welche meiner Ansicht nach senkrecht

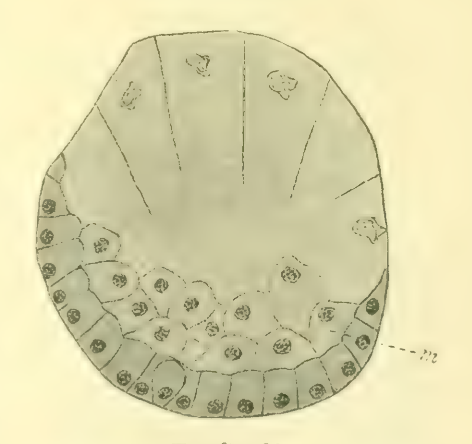
zu der zukünftigen Längsachse des Embryokörpers geführt sind. Beiderseits von der Medianfläche liegen sowohl die Ectodermzellen, wie auch die ersten Mesodermelemente symmetrisch angeordnet. So sehen wir z. B. auf der Textfig. 37 in bilateraler Anordnung: Vier Zellen mit ruhenden Kernen, zwei Zellen mit von dem Schnitt nicht getroffenen Kernen und zwei Zellen, deren Kerne in mitotischer Teilung begriffen sind.



Textfig. 38.

Nymphon. Differenzierung des Mesoderms; links ist eine ins Innere wandernde Mesodermzelle zu sehen. Oc. 4; Object. 4 mm.

Die Zahl der mesodermalen Elemente nimmt allmählich zu (Fig. 38 u. 39); besonders deutlich ist zu erkennen, daß das Mesoderm eben durch Einwanderung von Zellen an der Grenze zwischen den Macromeren und den Micromeren auf etwas späteren Stadien gebildet wird (vgl. z. B. die Textfig. 38). Von einer Delamination, wie sie Morgan (1891) bei *Pallene* schildert, kann gar keine Rede sein, indem Mitosen in den Anfangsstadien der Mesodermbildung nur in den Ectodermzellen beobachtet werden und die Teilung der Zellen dazu noch stets (wie auch bei *Pycnogonum*) in tangentialer Richtung vor sich geht. Später sehen wir, wie auch in den Mesodermzellen Teilungsbilder aufzutreten beginnen. Die Folge einer solchen Vermehrung der Mesodermzellen ist deren allmähliche Größenabnahme fast bis zu den Dimensionen der Ectodermzellen. Diese letzteren nehmen inzwischen das Aussehen eines Epithels an, welches die ganze untere Hemisphäre

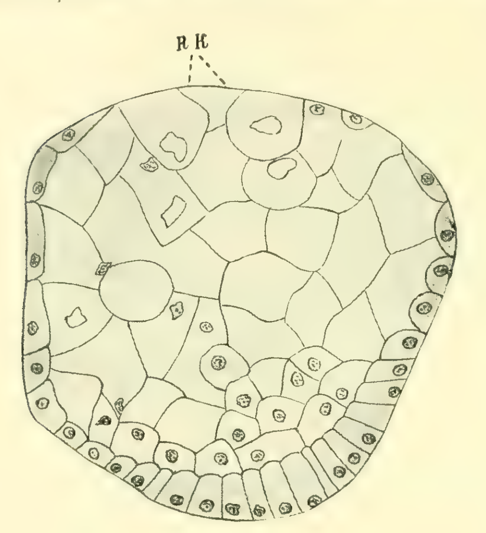


Textfig. 39.

Nymphon. Dreischichtiger Embryo; *m*, Mesoderm. Oc. 4; Object. 4 mm.

des Embryos bedeckt und allmählich auch auf die obere herüberwuchert.

Dieser Umwachsungsprozeß wird durch den verschiedenen Charakter des Epithels an verschiedenen Stellen der Eioberfläche gut zur Darstellung gebracht. Am unteren Pol des Embryos, wo die Ectodermzellen zusammengedrängt liegen, ist das Epithel cylindrisch; indem sich dasselbe aber dem Äquator nähert, nehmen seine sich auf die noch freie Entodermoberfläche verbreitenden Zellen eine kubische und sogar flache Gestalt an (Textfig. 40 u. 41).

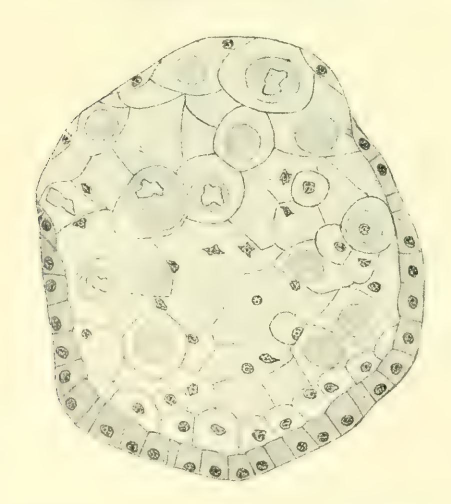


Textfig. 40.

Nymphon. Umwachsung der dorsalen Oberfläche des Embryos mit Ectoderm. Oc. 4; Object. 4 mm.

Eine solche Epibolie des Entoderms geht indessen nur sehr langsam vor sich, so daß noch lange Zeit hindurch ein Teil der Macromeren mit ihren peripheren Enden frei an die Oberfläche des Embryos hervorragen (Textfig. 40).

Gleichzeitig mit der Differenzierung der Keimblätter macht sich auch ein scharf ausgesprochener Unterschied zwischen den Kernen der Entodermzellen einerseits, und denjenigen der Ectoderm- und der Mesodermzellen anderseits bemerkbar.



Textfig. 41.

Nymphon. Annähernd das gleiche Stadium wie auf Fig. 40. Die Auflösung des Dotters durch die Dotterkerne ist deutlich zu sehen. Oc. 4; Object. 4 mm.

Indem die Entodermzellen sich nur sehr langsam teilen, bewahren sie ihren ursprünglichen Charakter als Blastomeren noch in beträchtlichem

Maße; aus diesem Grunde verändern sich auch ihre Kerne nur sehr wenig. Sie behalten ihre früheren großen Dimensionen und ihre unregelmäßige Gestalt bei; außerdem fällt ihre außerordentliche Chromatinarmut in die Augen, weshalb die entodermalen Kerne sich auch nur sehr schwach färben (Taf. XVIII, Fig. 6 *a*). Die Kerne der Zellen des äußeren und mittleren Blattes dagegen haben einen um das Mehrfache kleineren Umfang als die vorhergehenden. In ihrem Inneren bemerkt man zahlreiche, mit Safranin grell gefärbte Chromatinkörner und ein rundes Kernkörperchen von mittlerer Gestalt (Taf. XVIII, Fig. 6 *b* u. 7). Dieser Unterschied in den Kernen ermöglicht es auf dem oben beschriebenen und einigen darauffolgenden Entwicklungsstadien die entodermalen Elemente mit Leichtigkeit zu erkennen.

In der weiteren Entwicklung ist der Umstand von Interesse, daß während die Zahl der Zellen des Mesoderms und des Ectoderms immer weiter anwächst, die Entodermanlage im Verlauf einer ziemlich langen Periode in völliger Ruhe verbleibt. Wie ich durch mehrfach wiederholtes Zählen der Zellen feststellen konnte, tritt diese Ruheperiode dann ein, wenn die Zahl der Entodermelemente annähernd 20 beträgt. Diese Zahl bleibt sodann die ganze Zeit über dieselbe, so lange bis die Zahl der Zellen des Mesoderms + Ectoderms sich um das Mehrfache vermehrt hat (von 60 auf 500 Zellen und mehr). Gezählt wurde auf die Weise, daß einerseits die Zahl der großen (entodermalen) Kerne, anderseits die der kleinen, d. h. der mesodermalen und ectodermalen Kerne notiert wurde. Nachstehend einige der von mir erhaltenen Zahlen: Ei Nr. 1—18 große und 61 kleine Kerne; Nr. 2 — 18 und 69; Nr. 3 — 20 und 71; Nr. 4 — 21 und 79; Nr. 5 — 20 und 82; Nr. 6 —; 21 und 86; Nr. 7 — 22 große und etwa 500 kleine Kerne.

Auf dem oben beschriebenen Stadium besteht der Embryo gleichsam aus einer einschichtigen Schale von Ectodermzellen, welche mit der am oberen Pol aus ihr hervorgehenden entodermalen Masse angefüllt ist. Letztere besteht aus dem Dotter, welcher entsprechend der Zahl der Entodermzellen in 20—25 Bezirke eingeteilt ist. Auf dem Boden der Schale, zwischen dem Ectoderm und dem Entoderm, befinden sich die Zellen des mittleren Blattes. Das Mesoderm bildet vor allem ein einschichtiges, dem Ectoderm dicht anliegendes Plättchen. Außerdem liegt über diesem Plättchen noch eine gewisse Anzahl von mesodermalen Elementen zerstreut, welche in den Dotter hereinragen.

Die nächste Stufe in der Entwicklung kann man als die Periode der Vermehrung der entodermalen Elemente und der Zersetzung des Dotters charakterisieren. Die Kerne des Entoderms teilen sich und

der größere Teil derselben nimmt bei der Teilung stark an Größe ab und verwandelt sich in amöboide Kerne mit nach allen Seiten auslaufenden Fortsätzen. Inmitten dieser Kerne bemerkt man einige größere, welche sich wahrscheinlich langsamer geteilt haben (Fig. 41). Gleichzeitig mit der Teilung der Kerne verschwinden die Grenzen zwischen den Zellen des Entoderms und der Dotter zerfällt in zahlreiche Bezirke von der allerverschiedenartigsten Gestalt. Einige dieser Bezirke sind mit Kernen versehen, andre entbehren derselben. Häufig kann man bemerken, wie amöboide Kerne sich zwischen den sie umgebenden Dotterklumpen hindurchdrängen.

Die durch Teilung der Macromerenkerne hervorgegangenen Kerne stellen, wie dies aus der ferneren Entwicklung zu ersehen ist, die Summe der Kerne des zukünftigen Mitteldarmes und der Dotterkerne dar; diese wie auch jene nehmen offenbar einen regen Anteil an der Resorption des Dotters. Die Bilder des hier beschriebenen Prozesses lassen sowohl auf diesem, wie auch auf viel späteren Stadien an Deutlichkeit und Instruktivität nichts zu wünschen übrig. Am typischsten ist folgende Art und Weise des Zerfressens des Dotters. Ein amöboider Kern liegt zuerst im Mittelpunkt eines völlig kompakten und homogenen Dotterklümpchens. Sodann treten in der dem Kern anliegenden Dotterschicht mehrere kleine Vacuolen auf, — der Dotter wird lockerer. Die Zahl der Vacuolen wächst immer mehr an, wobei dieselben den Kern bereits umgeben und in mehreren Reihen angeordnet liegen. Schließlich nimmt das ganze Innere des Dotterklümpchens das Aussehen einer zerfressenen wabigen Masse an, welche von einem Rahmen kompakten Dotters umgeben ist. Das Zerfressen des Dotters geht in regelmäßigen, in bezug auf den Kern konzentrisch angeordneten Schichten vor sich. Wenn der Kern in der Nähe eines der Enden des unregelmäßig gestalteten Klümpchens gelegen hat, so unterliegt auch nur dieses Ende der Auflockerung. Verschiedene Stadien des Zerfressens sind auf den Fig. 8—12 der Taf. XVIII, wie auch auf der Textfig. 41 dargestellt. Welches ist nun das fernere Schicksal der im Innern der Dotterklümpchen liegenden Kerne? Was einen Teil derselben betrifft, so konnte ich mit Bestimmtheit feststellen, daß dieselben in der Folge zugrunde gehen, demnach also Dotterkerne darstellen. Sie runden sich allmählich ab, werden etwas kleiner und lassen sich immer schwieriger färben. Der ganze Kern färbt sich diffus und viel blasser als die normalen Kerne (Taf. XVIII, Fig. 11). Schließlich verwischen sich die Konturen des Kernes und an seiner Stelle erblicken wir einen von mehreren Reihen von Vacuolen umrahmten Plasmabezirk, welcher sich

durch seine Farbe nicht vom Dotter unterscheidet und ohne scharf ausgesprochene Grenzen in diesen letzteren übergeht (Taf. XVIII, Fig. 12).

Nicht selten kann man vacuolisierte Bezirke des Dotters antreffen, welche keine Kerne oder Reste solcher enthalten (Taf. XVIII, Fig. 10). Was solche Dotterbezirke betrifft, so vermute ich, daß dieselben von den anfangs in ihnen enthalten gewesenen amöboiden Kernen verlassen worden sind.

Auf dem soeben beschriebenen Stadium stellt der Dotter demnach eine aufgelockerte, an Kernen reiche Masse dar, welche in der Richtung nach der Ventralseite hin fast unmerklich in den vom Mesoderm eingenommenen Teil des Embryos übergeht.

Die im Vergleich mit den Vertretern der ersten Gruppe am weitesten gehende Entwicklung tritt gerade in der frühen Periode der Entwicklung von *Nymphon strömii* zutage. Nach der Anlage der Keimblätter und dem Verschwinden der Riesenkerne des Entoderms erinnert der Differenzierungsprozeß der Extremitäten usw. außerordentlich an *Pycnogonum litorale*.

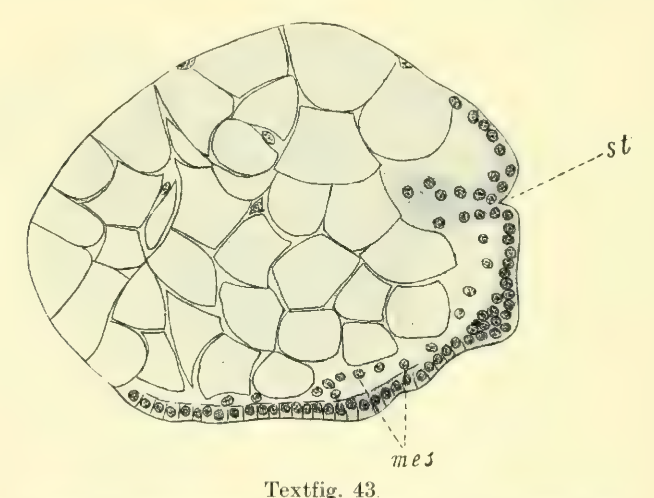
Textfig 42.

Nymphon. Frontalschnitt durch die Anlage des Stomodäums (*st*); *mes*, Mesoderm. Oc. 4; Object. 4 mm.

An der Dorsalseite des Körpers, näher zu dessen zukünftigem Vorderende, entsteht das Stomodäum in Gestalt einer kleinen Einstülpung des Ectoderms (Textfig. 42 u. 43 *st*). An der Ventralseite werden die drei Extremitätenpaare, anfangs in Gestalt schwacher wellenförmiger Vorwölbungen, angelegt (Textfig. 43). Ein gewisser Unterschied von *Pycnogonum* ist hier insofern zu bemerken, als die Extremitäten bei *Nymphon* nicht so sehr durch Abtrennung von Bezirken des Embryos, gebildet werden, wobei eine ventrale Längsfurche und zwei ventrale Querfurchen in denselben einschneiden, als durch allmähliche Bildung von drei Paaren ectodermaler Ausstülpungen, in welche sodann Mesoderm eintritt. Die Bildungsweise der larvalen

Extremitäten bei *Nymphon* steht demnach ihrem Charakter nach derjenigen bei den meisten Arthropoden sehr nahe. Es ist sehr wohl möglich, daß bei der Änderung in der Bildungsweise der Extremitäten die Vergrößerung der Dottermenge eine Rolle spielt.

Das Nervensystem wird verhältnismäßig spät angelegt. Auf dem in Textfig. 44 dargestellten Stadium, wo die Extremitäten schon als deutlich ausgesprochene Hügel zu erkennen sind, bleibt das Ectoderm der Ventralseite des Körpers noch immer einschichtig. Erst etwas später, wenn die p^2 und p^3 einer jeden Seite einander entgegenwachsend, mit ihren Enden die mediane Ventrallinie überschreiten (Textfig. 45), werden seitlich von dieser Linie, an der Ventralseite des Körpers, drei

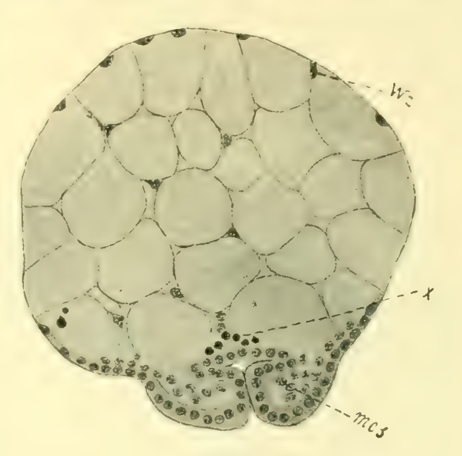


Textfig. 43.
Nymphon. Sagittalschnitt durch den Embryo. Oc. 4; Object. 4 mm.

Paare von Anschwellungen des Ectoderms bemerkbar; längs der Medianlinie selbst besteht das Ectoderm nach wie vor aus einer Schicht von Zellen, wie dies aus der Zeichnung zu ersehen ist. Das vordere Paar von Anschwellungen liegt zu beiden Seiten der Schnabelbasis, zwischen dieser und dem ersten Extremitätenpaar. Dieses Ganglienpaar läßt sich hauptsächlich auf passend geführten Sagittalschnitten erkennen.

Auf Kosten der erwähnten Ganglien bildet sich, wie dies aus der Fig. 18 der Taf. XVIII zu erkennen ist, die Schlundcommissur der sechsfüßigen Larve; die Anschwellung des Ectoderms an der Basis der p^1 gibt uns auf der betreffenden Zeichnung die Stelle an, an welcher das Ganglion sich von der Hypodermis abgelöst hat. Das eben beschriebene

Ganglienpaar entspricht, worauf auch schon von MEISENHEIMER (1902) hingewiesen wurde, dem Segment des ersten Extremitätenpaares. Das zweite und das dritte Bauchganglienpaar liegen zwischen den entsprechenden Beinpaaren und dabei dicht beieinander; bei der weiteren Entwicklung verschmelzen sie ganz miteinander (Taf. XIX, Fig. 22). Was das Gehirn betrifft, so habe ich eine primäre Paarigkeit desselben bei der gegebenen Art nicht bemerken können, obwohl auch dieses Ganglion aller Wahrscheinlichkeit nach aus zwei Verdickungen des Ectoderms entsteht, wie dies auch bei *Phoxichilidium*, *Ammothea* und *Chaetonymphon* beobachtet worden ist.



Textfig. 44.

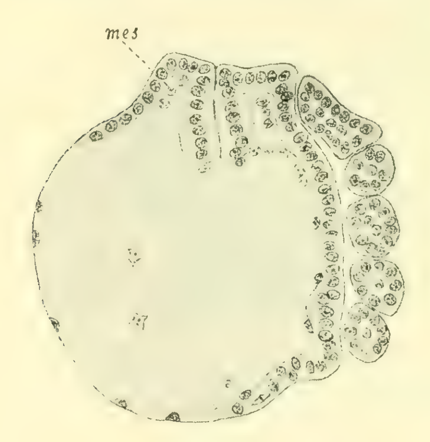
Nymphon. Querschnitt. *wz*, an die Oberfläche des Dotters wandernde Kerne; *x*, intensiv färbbare Kerne. Oc. 4; Object. 4 mm.

Inzwischen unterliegt, vom Beginn der Differenzierung der Extremitäten angefangen, die den größten Teil des Embryos einnehmende und die Anlage des zukünftigen Mitteldarmes darstellende Dottermasse sehr starken Veränderungen. Vor allem wird sie allmählich immer ärmer an zelligen Elementen (vgl. die Textfig. 41 und 46 mit den Textfig. 43, 44, 45 und 77). Diese Erscheinung wird durch mehrere Ursachen hervorgerufen. Erstens werden die Dotterkerne blasser und gehen inmitten der durch sie aufgelockerten Bezirke von Nährmaterial zugrunde, wovon schon weiter oben zum Teil die Rede gewesen ist. Zweitens findet gleichzeitig mit diesem Prozeß eine energische Auswanderung der Kerne aus dem Mittelpunkt des Dotters nach dessen Peripherie statt.

Ein Teil der amöboiden Kerne dringt, ohne daß der frühere amöboide Charakter eingebüßt wird, in den verschiedensten Richtungen nach der Peripherie des Dotters; bald treten diese Kerne an der dorsalen Seite, bald an den lateralen Seiten an die Peripherie, bald endlich schließen sie sich den Elementen des ventralen Keimstreifens an. Die Bilder dieser Wanderungen sind überaus scharf ausgesprochen. Das Hervortreten der amöboiden Kerne an die Dorsalseite beginnt schon zu einer Zeit, wo die Ectodermzellen den Dotter in Gestalt eines äußerst

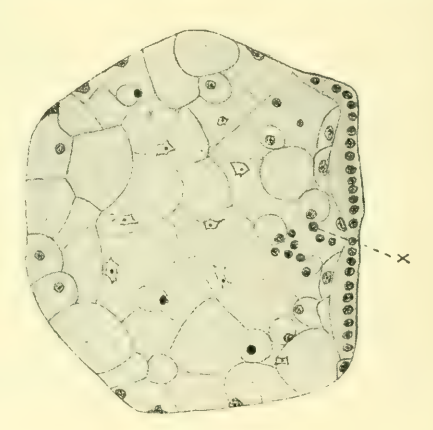
spärlichen Netzes bedecken. Aus diesem Grunde erhält man den Eindruck, als ob die amöboiden Zellen an der Bildung der Hypodermis der Dorsalseite des Embryos Anteil nehmen (Textfig. 44 *wz*). Auf späteren Stadien (Textfig. 47) erkennt man indessen, daß die an die Dotteroberfläche herausgewanderten Kerne (*end*) von einer ununterbrochenen Hypodermisschicht bedeckt sind.

Unter den an die Peripherie auswandernden Zellen kann man indessen stets mit Leichtigkeit eine ziemlich zahlreiche Gruppe von Zellen unterscheiden, welche einen durchaus abweichenden Habitus aufweisen. Es sind dies runde Kerne von bedeutend kleineren Dimensionen als die amöboiden Kerne. Ihrer Gestalt nach erinnern sie an



Textfig. 45.

Nymphon. Sagittalschnitt durch den Embryo; rechts der Schnabel mit seinem Mesoderm (*mes*) — links die durchschnittenen Extremitäten. Oc. 4; Object. 4; Object. 4 mm.



Textfig. 46.

Nymphon. Querschnitt. x — intensiv färbbare Kerne. Oc. 4; Object. 4 mm.

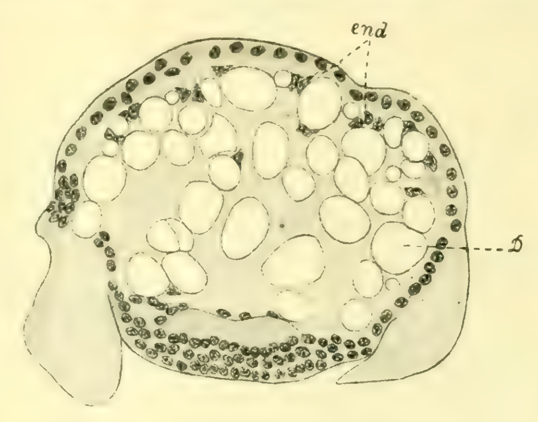
zugrundegehende Dotterkerne, von denen sie sich indessen durch die Intensität ihrer Färbung auf das deutlichste unterscheiden. Diese Kerne (Textfig. 44 u. 46, x) bewegen sich, indem sie den Dotter verlassen, nur in der Richtung nach der Ventralseite des Embryos. Die größte Anzahl solcher Kerne sammelt sich dabei an der ventralen Medianlinie an. Auf einigen Präparaten kann man sogar beobachten, daß der untere Teil der Dottermasse von einer verticalen Längsspalte oder Ritze durchschnitten wird, längs welcher die intensiv gefärbten Kerne zum Keimstreif herabwandern. Nachdem sie letzteren erreicht haben, ordnen sich die Kerne in einer Schicht unterhalb des Ectoderms im mittleren Teil der Bauchfläche des Embryos an; in die Extremi-

tätenanlagen dringen sie nicht herein. Über das weitere Schicksal der erwähnten Kerne ist mir leider nichts bekannt geworden.

Zusammen mit den soeben beschriebenen Kernen wandern auch gewöhnliche amöboide Dotterkerne aus dem Dotter nach der ventralen Medianlinie des Embryos, welche zweifelsohne späterhin an der Bildung des Darmepithels Anteil nehmen.

Die eigentliche Bildung des Darmes der Larve geht in folgender Weise vor sich.

Die Anlage des Stomodäums in Gestalt einer Ectodermeinstülpung ist schon früher beschrieben worden. Anfangs sind die Grenzen zwischen dieser Einstülpung und dem Dotter, in welchen sie hereinragt, schwer zu unterscheiden, und die Kerne liegen in der Einstülpung selbst ziemlich unregelmäßig zerstreut (Textfig. 43). Etwas später indessen, von dem auf Taf. XVIII, Fig. 13, abgebildeten Stadium angefangen, ordnen sich die Kerne in den Wandungen der Einstülpung, welche späterhin die Speiseröhre ergibt, ziemlich regelmäßig in einer Schicht an, während die Grenzen des Stomodäums außerordentlich scharf ausgesprochen sind, weshalb es keine Mühe kostet, die Stelle des Überganges des ectodermalen Darmabschnittes in den entodermalen aufzufinden. Das Stomodäum besitzt jetzt (Textfig. 45) das Aussehen eines dickwandigen Rohres mit sehr schmalem Lumen. An seinem inneren Ende ist das Rohr abgerundet und ragt mit diesem Ende ziemlich tief in die im Innern des Embryos befindliche Dottermasse hinein. Annähernd in diesem Zustande verbleibt das Stomodäum bis zu dem Auskriechen des Embryos aus dem Ei. Die einzige während dieser Zeit vor sich gehende Veränderung besteht in der Ausbildung des Reusenapparates; da dieser Vorgang für mich kein Interesse darbot, habe ich ihn auch nicht näher untersucht und verzichte darauf, ihn hier zu beschreiben.



Textfig. 47.

Nymphon. Querschnitt durch den Embryo auf der Höhe der p^2. *D*, Dotter; *end*, Entodermzellen; die Einzelheiten im Bau der Extremitäten sind auf der Zeichnung nicht angegeben. Oc. 4; Object. 4 mm.

Was den entodermalen Abschnitt des Darmes betrifft, so zerfallen vor allem die großen Dotterklumpen, wenn die Kerne aus ihnen auszuwandern beginnen, in Bezirke von geringer Größe. Dieser Vorgang geht hier augenscheinlich in der Art vor sich, daß die einzelnen großen, Zerfressungssphären enthaltenden Dotterklumpen in zwei oder drei Stücke zerbrechen. In Anbetracht des Umstandes, daß die neugebildeten Dotterbezirke keine abgebrochenen, unebenen Ränder aufweisen, glaube ich vermuten zu können, daß die Produkte des Zerfallens sich infolge ihrer Plastizität und des von dem umgebenden Dotter ausgeübten Druckes abrunden und von neuem die Gestalt runder oder vieleckiger Dottermassen annehmen, welche indessen im Vergleich mit den früheren geringere Dimensionen aufweisen.

Der Dotter des eben beschriebenen Stadiums ist auf der Textfig. 47 abgebildet; die leeren Stellen im Darm entstehen durch zufälliges Herausfallen eines Teiles der Dotterkörner aus dem Schnitt. Indem die Kerne an die Oberfläche des Dotters heraustreten, ordnen sie sich hier zuerst in einer unterbrochenen Schicht an, welche späterhin zu einer ununterbrochenen wird. Die Kerne dieser Schicht üben eine sehr energische auflösende Wirkung auf den Dotter aus: die ihnen zunächst liegenden Dotterklumpen zerfallen in verhältnismäßig kleine Dotterkörner und um jeden Kern herum breitet sich allmählich eine Zone von Bildungsplasma aus (ganz besonders deutlich kann man dies auf Präparaten erkennen, welche mit Boraxcarmin und Pikrinsäure gefärbt wurden). An Stelle der aufgelösten Dotterteilchen treten neue Dotterklümpchen von dem Centrum des Dotters nach dessen Peripherie und es bildet sich infolgedessen im Innern des Dotters eine neue Höhle — die Anlage der Mitteldarmhöhle. Ein kleiner Teil der Dotterkörner kann in dieser Höhle verbleiben und einer Verdauung im Innern des Darmes unterliegen, die übrigen Körner dagegen treten in den Bestand der Mitteldarmwand über. Die Darmhöhle nimmt allmählich an Umfang zu; sie ist von einer Flüssigkeit eingenommen, welche von den fixierenden Reagentien gefällt wird und auf Präparaten, die zuvor mit Boraxcarmin und darauf mit Pikrinsäure gefärbt worden sind, das Aussehen eines zarten rosa gefärbten Netzes annimmt.

Inzwischen nimmt die Auflösung der in der Darmwand eingeschlossenen Dotterklümpchen ihren Fortgang: die Klümpchen werden kleiner und die Darmwand immer dünner und dünner (Textfig. 49). Abgesehen hiervon führt die Verminderung der Dottervorräte zu einer Schrumpfung des Darmes, welcher nun nicht mehr das ganze Innere des Embryos einnimmt, sondern durch eine ziemlich umfangreiche

Leibeshöhle von der Hypodermis getrennt ist (Textfig. 48). Allmählich treten in der Wand des Mitteldarmes, welche anfangs den Charakter eines Syncytiums aufwies, hier und da Grenzen zwischen den Zellen auf, die um die einzelnen Kerne herum hervorzutreten beginnen (Taf. XVIII, Fig. 5). Die Differenzierung der Zellen geht indessen nicht gleichmäßig auf der gesamten Peripherie vor sich, indem in Zellen zerfallene Bezirke mit solchen abwechseln, welche noch ihren syncytialen Charakter beibehalten haben. Während der Darm der ausschlüpfenden Larve zuerst einen einheitlichen Sack bildet, erhält er später seitliche Ausstülpungen, womit die embryonale Periode seiner Entwicklung denn auch ihr Ende erreicht.



Textfig. 48.

Nymphon. Querschnitt durch eine sechsfüßige Larve, welche zum Ausschlüpfen aus dem Ei bereit ist. *Vo*, Ventralorgane. Oc. 4; Object. 4 mm.

Bis jetzt ist das Schicksal des Mesoderms im Embryo von *Nymphon* nach der Anlage der Keimblätter von uns nur wenig beachtet worden, und doch bildet die Anordnung der mesodermalen Elemente eines der hauptsächlichsten Merkmale für die Unterscheidung des ersten Entwicklungstypus der *Pantopoda* von dem zweiten Typus. Wir haben bereits gesehen, daß am Anfang der Entwicklung das ganze Mesoderm sich an der Ventralseite des Embryos befindet, wo es zwischen dem Ecto- und dem Entoderm liegt. Die gleiche Lage hat es auch auf den darauffolgenden Entwicklungsstadien. Zu beiden Seiten und auf der Rückenfläche des in der Bildung begriffenen Embryos befindet sich das Entoderm demnach in unmittelbarer Berührung mit dem äußeren Blatt. Bei *Pycnogonum* und andern Vertretern des ersten Entwicklungstypus dagegen war die Entodermanlage allseitig von Mesoderm umgeben, was Meisenheimer (1902) sogar veranlaßte, das

Mesoderm des *Ammothea*-Embryos in zwei laterale Bezirke und ein supraintestinales »Dorsalplättchen« einzuteilen. Bei *Nymphon* fehlt das dorsale Mesoderm vollständig und auf die lateralen Seiten des Embryos wandern auch nur sehr wenige Mesodermzellen.

Die Ursache des soeben erwähnten Unterschiedes wurzelt unbedingt in dem größeren Reichtum an Dotter bei *Nymphon*, welcher das Mesoderm daran verhindert die Anlage des Mitteldarmes zu umwachsen.

Wie schon erwähnt wurde, geht bei der Anlage der Extremitäten und des Schnabels der größte Teil des ventralen Mesoderms in deren Anlagen über, so daß zwischen dem Dotter und dem Ectoderm der Ventralseite nur einzelne, in einer Schicht angeordnete Mesodermzellen zurückbleiben.

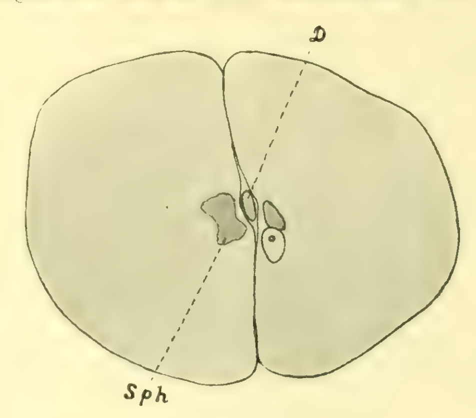
Auf diese einschichtige Anordnung des Mesoderms mache ich ganz besonders aufmerksam und betone den Umstand, daß im Verlauf der ganzen Entwicklung keine deutliche Differenzierung des Mesoderms in ein Somatopleura und ein Splanchnopleura zu bemerken ist. Ein Teil der im Innern des Rumpfes zurückgebliebenen Mesodermzellen streckt sich in die Länge und ergibt die Muskelfasern des Rumpfes. Ein andrer Teil folgt dem Darm bei seinem Schrumpfen und seiner Ablösung von der Körperwand und bildet einen spärlichen Belag des Mitteldarms (Taf. XVIII, Fig. 5 u. 18). Wiederum andre Mesodermzellen verbleiben in inniger Berührung mit dem Ectoderm. An einigen Stellen, und zwar an dem hinteren Darmende und an den Enden seiner lateralen Fortsätze, bilden sich zwischen der Hypodermis und dem Entoderm bindegewebige vielzellige Stränge (Taf. XVIII, Fig. 18). Der übriggebliebene Teil der Mesodermzellen tritt in die bei dem Embryo zwischen Darm und Ectoderm zur Bildung gelangte Höhle ein und bildet die Elemente des »Bluts«, welche bei der sechsfüßigen Larve von *Nymphon* eingehender beschrieben werden sollen.

Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß bei der Bildung der sechsfüßigen Larve das gesamte Mesoderm des Embryos zur Verwendung gelangt und beim Aufbau der verschiedenen larvalen Organe verausgabt wird. Nirgends bleiben auch nur halbwegs bemerkbare Mesodermherde zurück, oder Zellenanhäufungen, welche ihren embryonalen Charakter beibehalten haben und bei der Metamorphose der Larve als Baumaterial für die mesodermalen Organe dienen sollen. Diese Erscheinung kann, worauf ich noch öfters zurückkommen werde, für die Entwicklung aller Pantopoden als geltend angesehen werden.

Dritte Gruppe.

Chaetonymphon spinosum gehört zu den in den Gewässern des Katharinenhafens sehr häufig vorkommenden Pantopoden, weshalb ich während meines Aufenthaltes an der Biologischen MURMAN-Station Entwicklungsstadien dieser Art in großer Anzahl erhalten habe.

Die Eier von *Chaetonymphon* sind bedeutend größer, als diejenigen der vorhergehenden Gattungen: ihr Durchmesser beträgt etwa 0,6 mm. Aus den Eierklümpchen lassen sich die Eier nur auf späteren Entwicklungsstadien herauslösen, wenn die Extremitäten bereits angelegt sind. Auf früheren Stadien liegen die Eier so dicht aneinander, daß sie bei dem Versuch, dieselben einzeln herauszupräparieren, leicht zerbrechen. Der starke Druck, den die Eier aufeinander ausüben, hat zur Folge, daß sie ihre regelmäßige runde Gestalt einbüßen: die Eier werden bald vielkantig, bald wird ihr eines Ende stark zugespitzt, bald strecken sie sich noch mehr in die Länge und nehmen die Gestalt einer kurzen Wurst an. Durch alle diese Umstände wird die Orientierung der Eier von *Chaetonymphon* außerordentlich erschwert. Aus diesem Grunde muß ich von vornherein bemerken, daß meine Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der betreffenden Art einige Lücken aufweisen und einer späteren Nachprüfung bedürfen.

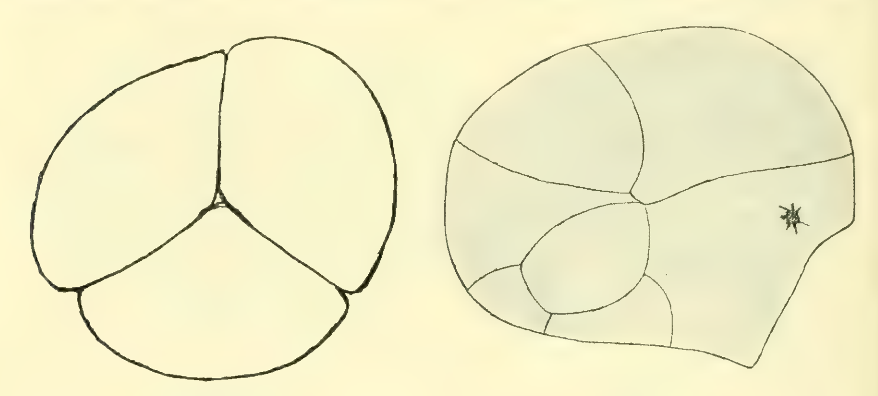


Textfig. 49.
Chaetonymphon. Stadium von zwei Blastomeren, zwischen denen ein Dottergerinnsel liegt. Oc. 4; Object. Nr. 3. REICHERT.

In bezug auf die ersten Furchungsstadien erinnern die Eier von *Chaetonymphon* durchaus an die Eier der ersten und zweiten Gruppe. Durch die erste Teilungsfurche wird das Ei in zwei vollkommen gleiche Blastomeren zerlegt (Textfig. 49). Die Tatsache der äqualen Furchung bei *Chaetonymphon* verdient aus dem Grunde Beachtung, weil bei den ihrem Dotterreichtum nach dem *Chaetonymphon*-Ei ähnlichen Eier von *Pallene* die Furchung nach HOEK (1881) und MORGAN (1891) von allem Anfang an eine inäquale ist.

An den Eiern dieses Stadiums habe ich nicht selten nachstehende

interessante Erscheinung beobachten können. Zwischen beiden Blastomeren befindet sich, infolge ihrer undichten Berührung miteinander, eine kleine Höhlung (Textfig. 49), und in letzterer liegen ein, zwei, seltener drei runde oder noch öfter linsenförmige Dotterklümpchen. Anfangs vermutete ich, daß ich es mit Reduktionskörperchen zu tun hätte, welche in den Zwischenraum zwischen den Blastomeren gewandert wären. Diese Vermutung stellte sich indessen als ein Irrtum heraus. Erstens sind die oben beschriebenen Dotterklümpchen zu groß für Reduktionskörperchen und zweitens enthalten sie gar kein Chromatin und bestehen aus ziemlich kompaktem feinkörnigem Dotter. Bei meinen Nachforschungen in der einschlägigen Literatur stieß ich auf eine ähnliche Beobachtung von Grobben (1881) an Eiern von



Textfig. 50.
Chaetonymphon. Stadium von vier Blastomeren. Oc. 4.; Object. 16 mm.

Textfig. 51.
Chaetonymphon. Stadium von zehn Blastomeren. Oc. 4; Object. 16 mm.

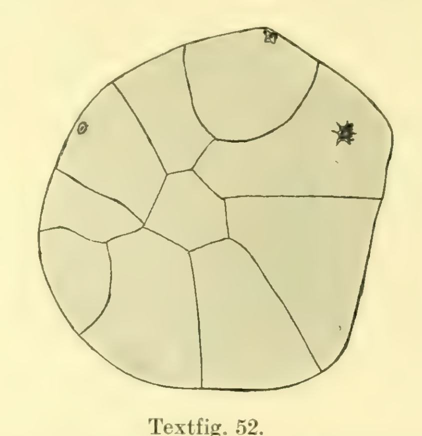
Cetochilus. Vielleicht wird man auch im gegebenen Falle die zwischen den Blastomeren enthaltene Höhle als die Anlage des Blastocöls ansehen müssen.

Die zwischen den Blastomeren liegenden Dotterkugeln werden auf die Weise gebildet, daß von beiden Blastomeren, da wo sie zusammenstoßen, eine Flüssigkeit abgeschieden wird, was dann eben die Bildung eines kleinen Hohlraumes zwischen beiden Zellen zur Folge hat. In diese Höhle ergießt sich augenscheinlich eine gewisse Menge halbflüssigen Dotters, welcher eine runde Gestalt annimmt und sodann die obenerwähnten Dotterklümpchen ergibt.

Auf dem darauffolgenden vierzelligen Stadium kann man noch immer keinen Unterschied in der Größe zwischen den Blastomeren bemerken (Textfig. 50). Das nächste zu meiner Verfügung stehende

Furchungsstadium besteht aus zehn Zellen (Textfig. 51). Alle Blastomeren bilden eine kompakte Anhäufung, welche aus einer Zellschicht besteht; innere Blastomeren sind noch nicht vorhanden. Zwei an einem der Eipole liegende Blastomeren übertreffen alle übrigen durch ihre großen Dimensionen. Die Kerne dieser großen Zellen zeigen auch Unterschiede von den übrigen Kernen: sie haben die Gestalt der sogenannten »geflammten« Kerne und nehmen Kernfarben sehr lebhaft auf.

Indem ich in der Beschreibung der Furchung fortfahre, muß ich unvermittelt zu solchen Stadien übergehen, welche aus mehr als 100 Zellen bestehen (Textfig. 52). Eine solche Unterbrechung ist indessen nicht von Bedeutung, weil die Anordnung der Blastomeren annähernd die gleiche bleibt und nur ihre Zahl zunimmt. Das hier zu beschreibende Stadium entspricht dem von MORGAN in seiner Arbeit (1891) auf seiner Taf. I, Fig. 1, abgebildeten Entwicklungsstadium von *Pallene*; der ganze Unterschied besteht darin, daß die Grenzen zwischen den Blastomeren bei *Chaetonymphon* schärfer ausgesprochen sind, als bei *Pallene*.



Textfig. 52.

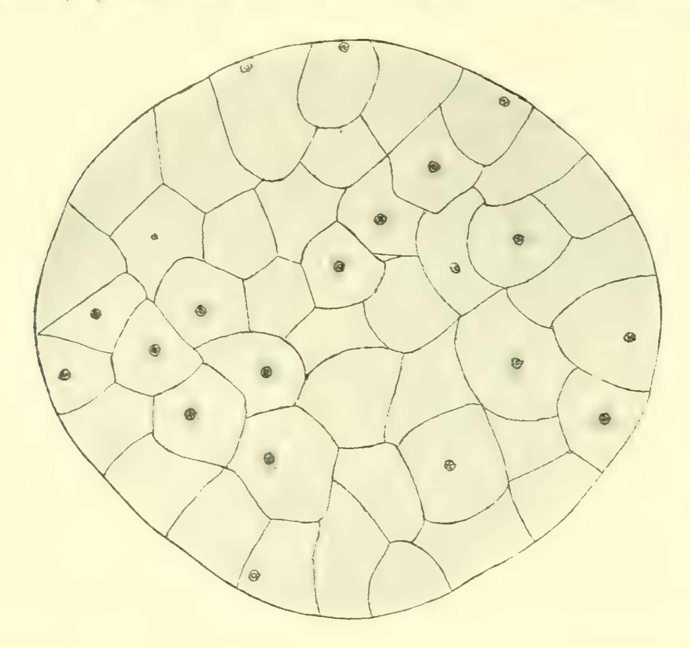
Chaetonymphon. Furchung; die eine Hemisphäre des Eies besteht aus größeren Zellen mit sternförmigen Kernen. Oc. 4; Object. 16 mm.

Das Ei zerfällt ziemlich deutlich in zwei Hemisphären, von denen die eine aus zahlreichen Micromeren, die andre aus sieben bis acht Macromeren besteht. Die Macromeren sind, abgesehen von ihrer Größe und der Gestalt ihrer Kerne (»geflammte Kerne«), auch noch durch die Anordnung dieser letzteren ausgezeichnet. Die Kerne der Micromeren liegen an deren Oberfläche, während die Kerne der Macromeren etwas tiefer im Dotter angeordnet sind. Wir wollen daran erinnern, daß wir eine ebensolche Anordnung der Kerne in den Eiern von *Nymphon strömii* kennen gelernt haben.

Alle Zellen des Eies sind mit ihren inneren Enden nach dessen Centrum gerichtet, so daß wir das Ei noch immer als auf dem Blastulastadium befindlich betrachten müssen.

Von dem soeben beschriebenen Stadium gehen wir nunmehr zu demjenigen über, wo das Ei bereits aus über 400 Zellen besteht. Wäh-

rend der zwischen beiden Stadien verlaufenen Periode hat das Ei wichtige Veränderungen durchgemacht, welche in folgendem bestehen. Erstens wird der Unterschied in der Größe der Zellen auf beiden Hemisphären vollständig ausgeglichen (vgl. Morgan, 1891, bei *Pallene*, S. 11); zweitens befinden sich unter der peripheren Zellschicht sehr zahlreiche innere Blastomeren. Das ganze Ei stellt demgemäß eine kugelförmige Anhäufung vielkantiger Zellen von annähernd gleicher Größe dar (Fig. 53). Auf welche Weise die inneren Blastomeren ent-

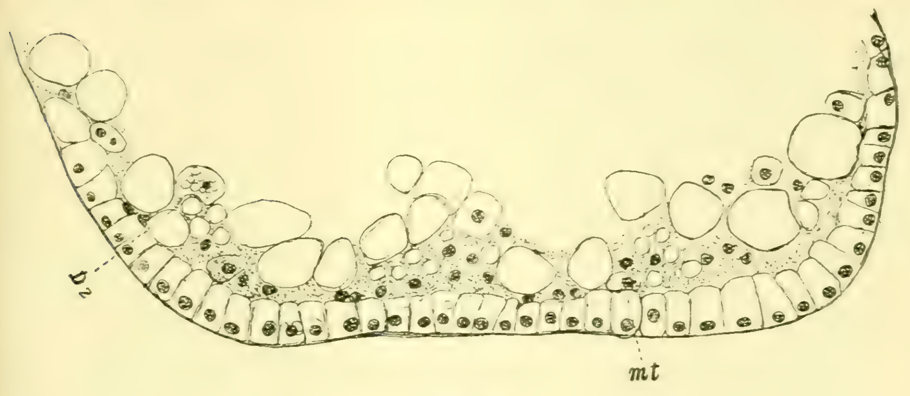


Textfig. 53.
Chaetonymphon. Späteres Furchungsstadium mit zahlreichen inneren Blastomeren. Oc. 8; Object. 16 mm.

stehen, ob durch Delamination oder durch Einwanderung, habe ich leider nicht feststellen können.

Bis jetzt wies der ganze Embryo, trotz des Dotterreichtums der Eier, einen deutlich zelligen Bau auf. Auf dem folgenden Stadium verschwinden die deutlichen Zellgrenzen in der gesamten inneren Dottermasse. Im Inneren des Dotters sind zahlreiche Kerne zerstreut, welche zum Teil in den Dotterbezirken selbst liegen, zum Teil frei zwischen denselben herumkriechen. Im Zusammenhang hiermit kann man abgerundete kleine Dotterkerne und amöboide Kerne unterscheiden. Zum Unterschied von den zu der zweiten Gruppe gehörenden

Pantopoden bleibt eine große Anzahl von Zellen bis zu dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei und noch darüber hinaus im Dotter erhalten. Dieser Umstand hängt selbstverständlich mit dem Dotterreichtum bei *Chaetonymphon* zusammen, in Abhängigkeit von welchem die Dauer der Bearbeitung des Dotters durch die Dotterkerne verlängert wird, während der Moment der definitiven Bildung des Darmes auf die postembryonalen Entwicklungsstadien verlegt wird. Auf der einen Eiseite bemerkt man auf dem eben beschriebenen Stadium (Fig. 54) bei der Betrachtung des Eies in toto, einen milchweißen Fleck, welcher ein Drittel der Eioberfläche einnimmt. Schnitte zeigen uns, daß der erwähnte Fleck den Keimstreif darstellt. Letzterer hat eine ovale Gestalt und besteht aus einer Schicht von Zellen, welche in dem cen-



Textfig. 54.
Chaetonymphon. Differenzierung der Keimblätter. *Dz,* Dotterzellen; *m,* Mesoderm.

tralen Teil des Streifens ziemlich hoch sind, und nach dessen Rändern zu allmählich niedriger werden. Auf der übrigen, nicht von dem Streifen eingenommenen Oberfläche befinden sich ebenfalls Zellen, aber letztere sind einzeln über dieselbe zerstreut. Diese Zellen ergeben späterhin, gleich denen des Keimstreifens selbst, das Material für die Bildung des Ectoderms für den Embryo. Der Dotter mit den in ihm enthaltenen Zellelementen verwandelt sich in den Mitteldarm, die amöboiden Kerne in die Kerne des Darmepithels. Es bleibt nunmehr nur noch die Differenzierung des mittleren Keimblattes zu besprechen. Ich muß hier leider bemerken, daß ich bezüglich der Entstehung und des weiteren Schicksals des Mesoderms bei *Chaetonymphon* zu keinen definitiven Schlüssen gelangen konnte, weshalb diese Frage einer ergänzenden Untersuchung bedarf.

An Eiern von etwas späteren Stadien, als die hier beschriebenen es sind, wird der Dotter unter dem Keimstreifen aufgelockert und in seinem dem Streifen anliegenden Teil nimmt die Zahl der Kerne bedeutend zu. Einige dieser letzteren stellen typische Dotterkerne dar (sie sind klein, rund und werden stark und ganz gefärbt), welche zur Auflockerung des Dotters beitragen. Andre von ihnen erinnern durch ihren Bau zum Teil an die Kerne der Zellen des Keimstreifens, zum Teil an die amöboiden Kerne des Dotters. Es sind dies sozusagen gewöhnliche Kerne mit kleinem runden Kernkörperchen und in zahlreiche Körnchen zerfallenem Chromatin. Auf Kosten dieser unregelmäßig unter dem Keimstreifen zerstreut liegenden Kerne werden denn auch die Elemente des Mesoderms gebildet; woher aber diese Kerne selbst ihren Ursprung nehmen, kann ich nicht mit völliger Sicherheit angeben. Der Ursprung der von uns betrachteten Kerne kann von zweierlei Art sein: entweder sie bilden sich aus dem Keimstreifen, durch Delamination oder Auswanderung einer Teiles seiner Zellen, oder aber sie entstehen auf Kosten einiger im Innern der Dottermasse liegender Kerne.

Am wahrscheinlichsten erscheint mir die zweite dieser Entstehungsweisen.

Die Möglichkeit einer Entstehung des Mesoderms durch Delamination (wie Morgan das Auftreten des Endoblast bei *Pallene* beschreibt) bestreite ich auf das Entschiedenste. Auf mehreren Dutzenden von mir durchmusterter Präparate waren die Teilungsspindeln in den Zellen des Keimstreifens niemals radial, sondern stets tangential angeordnet. Übrigens gibt auch Morgan (1891) zu, daß er bei *Pallene* keine radialen Mitosen beobachtet hat, hält dieselben aber nach Analogie mit *Phoxichilidium* für wahrscheinlich; was dagegen diese letztere Gattung anbetrifft, so haben wir schon früher auf die Fehlerhaftigkeit der Beschreibung durch Morgan hingewiesen. Viel schwieriger ist es, die Möglichkeit der Auswanderung eines Teiles der Zellen des Keimstreifens unter denselben in den Dotter zu widerlegen. Ich will hier nur bemerken, daß ich kein einziges einwandfreies Bild einer Einwanderung beobachtet habe, und wenn eine solche vorliegt, so besteht sie in einem Eindringen einzelner Zellen des Keimstreifens, an verschiedenen Stellen desselben, in das Innere. Irgendwelche spezielle Einwanderungspunkte, seien sie paarig oder unpaar, sind auf keinen Fall vorhanden.

Im Gegenteil, viele Präparate (Fig. 55) sprechen für die Wanderung eines Teiles der anfangs im Dotter liegenden Kerne nach außen, zum Keimstreifen hin, unter welchem sie sich dann ansammeln.

Bezüglich der Dotterkerne kann ich mit Bestimmtheit angeben, daß hier, besonders auf späteren Stadien der Entwicklung, eine massenhafte Auswanderung derselben aus dem Dotter in der Richtung nach dem Keimstreifen stattfindet. Außer ihnen wenden sich augenscheinlich auch viele amöboide Kerne des Dotters nach dem Keimstreifen, aus denen das Mesoderm hervorgeht. Ich wage es aus dem Grunde nicht auf der hier ausgesprochenen Ansicht zu bestehen, weil es, wie dies jedem Embryologen wohl bekannt ist, häufig außerordentlich schwer fällt, auf Grund von Präparaten zu entscheiden, in welcher Richtung die Zellen sich bewegen, d. h. ob sie aus dem Dotter nach dem Keimstreifen wandern oder umgekehrt.



Textfig. 55.
Chaetonymphon. Austritt der Zellen aus dem Dotter nach dem Keimstreifen. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12.

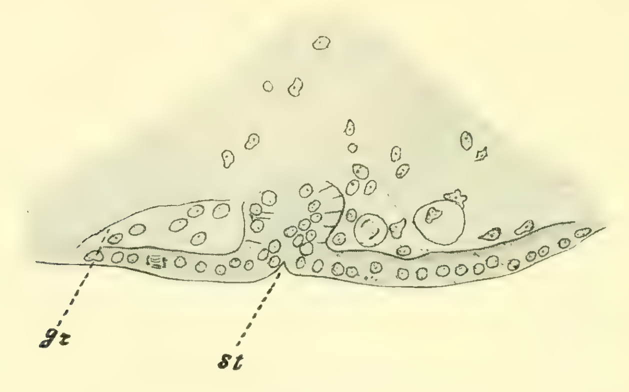
Was die Dotterkerne betrifft, so läßt sich die Frage leicht entscheiden, da dieselben sich ihrem Bau nach scharf von allen übrigen Kernen unterscheiden.

Wie dem nun auch sein mag, so entsteht doch meiner Ansicht nach das Mesoderm auf Kosten eines Teiles der im Dotter liegenden amöboiden Kerne des vorhergehenden Entwicklungsstadiums. Es ist dies um so wahrscheinlicher, als wir in solchem Fall eine weitgehende Analogie in der Entwicklung von *Chaetonymphon* und *Nymphon strömii* vor uns haben würden. Die Dottermasse von *Chaetonymphon* kann man mit der Gesamtheit der Macromeren von *Nymphon* vergleichen, aus denen bei letzterem sowohl das Entoderm, wie auch das Mesoderm hervorgeht.

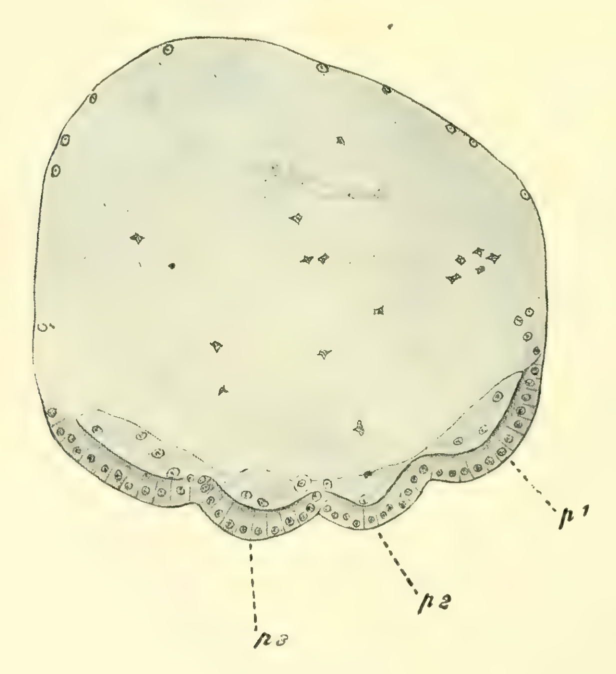
Nachdem sich unter dem Keimstreifen Mesodermzellen angesammelt haben, bildet sich in der Nähe eines der Enden des Streifens, des zukünftigen Vorderendes, eine kleine Entodermeinstülpung (Fig. 56),

welche das Stomodäum darstellt. Diese Einstülpung enthält anfangs nur wenige Kerne, späterhin aber wird deren Zahl größer.

Die weiteren Entwicklungsstadien bieten wenig interessante Eigentümlichkeiten, da sie in vielen Beziehungen an die Entwicklung von



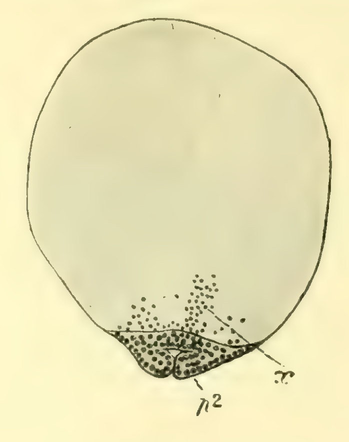
Textfig. 56.
Chaetonymphon. Bildung des Vorderdarms (*st*); *gr* — Grenze zwischen Mesoderm und Dotter. Oc. 4; Object. 4 mm.



Textfig. 57.
Chaetonymphon. Anlage der drei vorderen Extremitätenpaare. Oc. 8; Object. 16 mm.

Nymphon strömii erinnern. Die Unterschiede sind bei weitem nicht so bedeutend, wie man dies auf Grund des viel größeren Dottergehaltes der Eier von *Chaetonymphon* vermuten könnte.

An der Oberfläche des Keimstreifens treten drei schwache Vorwölbungen auf, woher die Kontur des Streifens auf Sagittalschnitten ein welliges Aussehen erhält (Textfig. 57); vor und hinter diesen Vorwölbungen bleibt je ein von ihnen freibleibender Bezirk des Keimstreifens übrig: Auf dem vorderen Abschnitt befindet sich die Einstülpung des Stomodäums und aus ihm geht später der Schnabel und das Gehirn hervor; der hintere Bezirk dagegen bleibt bis zu dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei undifferenziert, worauf auf seine Kosten die Anlage der p^3 hervorgeht. Was nun die oben erwähnten paarigen Vorwölbungen betrifft, so entsprechen dieselben den drei vorderen Extremitätenpaaren. Letztere werden nach und nach immer weiter vorgestülpt; ihre paarigen Anlagen krümmen sich in der Richtung nach der ventralen Medianlinie und wachsen einander entgegen (Fig. 58).



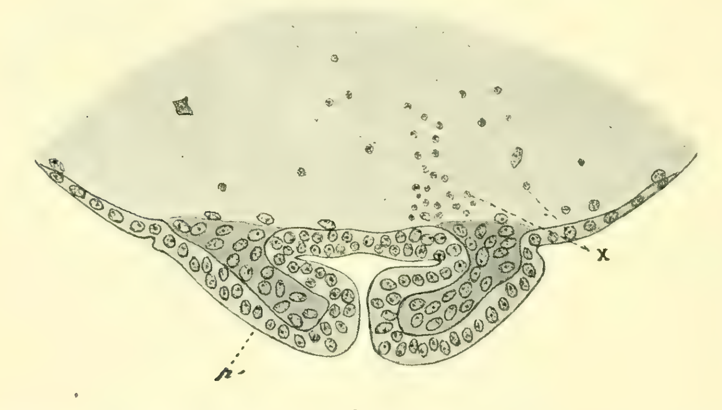
Textfig. 58.
Chaetonymphon. Wanderung der sich intensiv färbenden Kerne aus dem Dotter in der Richtung nach dem Keimstreifen. Der Schnitt ist auf dem Niveau der p^2 geführt. Oc. 4; Object. 16 mm.

Die unter dem Keimstreifen angehäuften Mesodermzellen füllen die Anlagen der Füße aus. Außerdem bleibt eine beträchtlich große Gruppe von mesodermalen Elementen, ohne ihren Platz zu verändern, über der Schnabelanlage liegen, und zwar da, wo später die Anlage des oberen Schlundganglions vor sich gehen wird. Aus dieser Gruppe entstehen die »Blut«-Zellen der sechsfüßigen Larve, deren bedeutendste Ansammlung sich gerade in dem Bezirk der Leibeshöhle befindet, welcher das Gehirn umgibt. Hinter den p^3 kann man unter dem Ectoderm ebenfalls eine gewisse Anzahl von Mesodermzellen bemerken, welche bisweilen in Gestalt von zwei Häufchen angeordnet sind.

Die Verlagerung der mesodermalen Elemente in die Anlagen der Füße ist noch von folgenden Erscheinungen begleitet. Um diese Zeit ist ein verstärkter Zuzug von Dotterkernen nach dem Keimstreifen zu bemerken. Hier geht nun, wie aus den Textfig. 58 und 59 zu ent-

nehmen ist, nicht etwa eine Vermehrung derselben in dem dem Keimstreifen anliegenden Dotterbezirk vor sich, sondern ein Hierherströmen der Kerne aus den centralen Bezirken der Dottermasse. Man kann bemerken, wie die Dotterkerne sich gleichsam wie ein geschlossener Strom nach der Ventralseite des Embryos hinbewegen, hier den unter dem Keimstreifen angeordneten Dotter auflockern, blaß werden und endlich zugrunde gehen, wobei sie durch neue Kerne ersetzt werden.

Die Bedeutung eines solchen Vorgangs ist leicht zu begreifen. In unmittelbarem Zusammenhang mit dem Keimstreifen entwickelt sich eine ganze Reihe von Organen (Bauchganglien, die Bewegung der Extremitäten besorgende Muskeln), für deren Unterbringung ein freier



Textfig. 59.

Chaetonymphon. Querschnitt durch den Embryo auf dem Niveau der p^1; x — sich intensiv färbende Kerne. Oc. 4; Object. 4 mm.

Raum erforderlich ist. Unter Mitwirkung zahlreicher, den Dotter auflockernder und zersetzender Dotterkerne entsteht zwischen dem Keimstreifen und der kompakten centralen Dottermasse der notwendige Zwischenraum in Gestalt einer Höhle. In dieser Höhle verbleiben nur kleine zerstreut liegende Dotterkerne, von denen ein Teil zusammen mit den Mesodermzellen in die Anlagen der Beine gelangen kann.

Es ist von Wichtigkeit, daß auch bei *Chaetonymphon*, gleich den früher beschriebenen Pantopoden, im Mesoderm keinerlei Hinweise auf eine Bildung von Cölomsäcken zu bemerken ist. Die Anlagen der Beine sind stets mit einer kompakten Masse von Mesodermzellen angefüllt; auf späteren Entwicklungsstadien wird diese Masse aufgelockert, allein die in ihr auftretenden Höhlungen zeigen eine ganz

unregelmäßige Anordnung und entbehren einer epithelialen Auskleidung. MORGAN (1891) beschreibt in den Extremitätenanlagen von *Pallene* deutliche Cölomsäcke. MEISENHEIMER (1902) spricht sich auf Grund seiner Untersuchungen an *Ammothea* gegen das Vorhandensein von Cölomsäcken aus, tut dies aber in wenig entschiedener Weise, indem diese letzteren, obgleich sie bei *Ammothea* fehlen, bei *Pallene* doch vorhanden sein könnten, deren Eier sich von den Eiern von *Ammothea* durch viel größeren Dotterreichtum auszeichnen. Das Fehlen von Cölomblasen bei *Chaetonymphon*, dessen Eier an Dottergehalt nicht hinter denen von *Pallene* zurückbleiben, veranlassen mich die obenangeführte Ansicht von MORGAN als unbedingt irrig zu erklären.

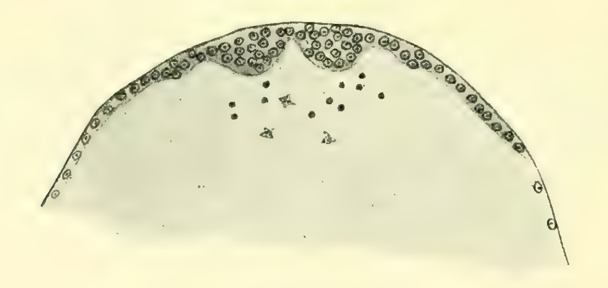


Textfig. 60.
Chaetonymphon. Differenzierung des Schnabels. *End* — Entoderm; *mes* — Mesoderm. Oc. 4 Object. 4 mm.

Die Organogenese der sich nach und nach ausbildenden sechsfüßigen Larve verläuft des weiteren in folgender Weise. Um die ectodermale Mundeinstülpung herum bildet sich eine Ringfalte — die Anlage des Schnabels (Textfig. 60), wobei sich zwischen den beiden Blättern dieser Falte Mesodermzellen in großer Anzahl anhäufen, aus denen späterhin die Schnabelmuskulatur hervorgeht. Der Schnabel ist sehr niedrig und schwach und über demselben ist eine paarige Ectodermanschwellung zu bemerken (Textfig. 61); diese beiden Anschwellungen verschmelzen späterhin miteinander und verwandeln sich in das obere Schlundganglion. Der Bauchnervenstrang entsteht auf die gleiche Weise wie dies bei *Nymphon strömii* der Fall ist.

Der Mitteldarm bewahrt, wie schon weiter oben angeführt wurde, bis zu verhältnismäßig späten Stadien des postembryonalen Lebens

den Charakter einer kompakten Dottermasse, welche zahlreiche Kerne enthält. Der Hauptunterschied dieser Masse von ihrem früheren Zustande besteht darin, daß der ganze Dotter mit einer Schicht von Zellen ausgekleidet wird (richtiger gesagt von Kernen, indem das Protoplasma dieser Zellen auf den Präparaten nicht zu erkennen ist). Die im Innern des Dotters eingeschlossenen amöboiden Kerne treten an mehreren Stellen an dessen Oberfläche hervor und ordnen sich auf derselben in einer Schicht an. Besonders zahlreich sind solche oberflächlichen Kerne in demjenigen Dotterbezirk, welcher an das hintere Ende der Speiseröhre stößt. Noch vor dem Ausschlüpfen der Larve sendet die Dottermasse nach vorn zwei sehr kurze Fortsätze aus, welche in die Basis der p^1 verlaufen. Diese kompakten Fortsätze stellen die Anlagen des ersten Paares von Darmdivertikeln dar.



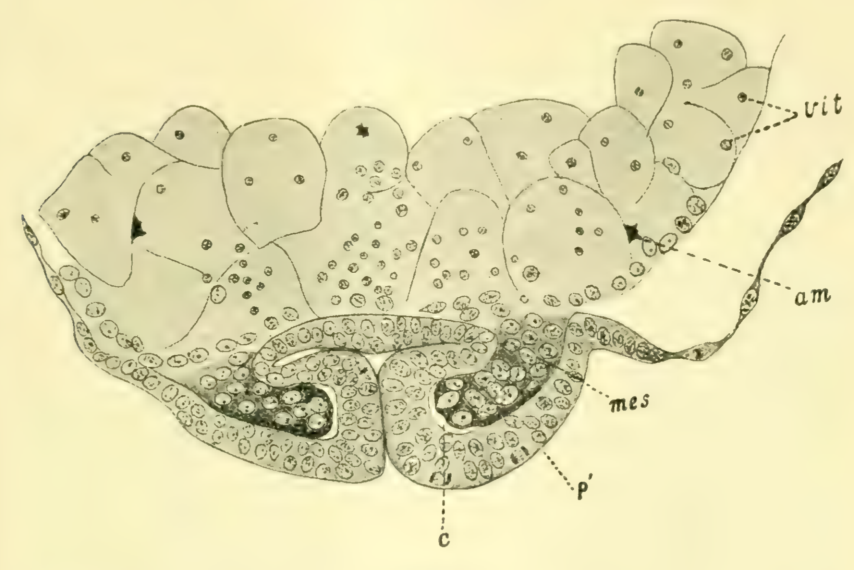
Textfig. 61.
Chaetonymphon. Paarige Anlage des oberen Schlundganglions. Oc. 8; Object. 16 mm.

Zwischen den beiden Divertikeln befindet sich an der Dorsalseite des Dotters ein ziemlich tiefer Eindruck in demselben, welcher sich nach hinten zu in eine seichte mediane dorsale Furche fortsetzt; letztere wird nach dem hinteren Körperende zu immer seichter und hört schließlich ganz auf. Der oben erwähnte Eindruck im Dotter wird von der Leibeshöhle eingenommen, in welcher das ist allmählich von dem Ectoderm loslösende obere Schlundganglion sowie auch eine lockere Anhäufung mesodermaler Blutzellen liegt. Einige der Blutzellen kriechen auch in die dorsale mediane Furche, welche auf dem Dotter verläuft; infolgedessen entsteht bei intravitaler Färbung mit Methylenblau auf dem hellen Untergrund des Dotters längs der dorsalen Medianlinie des Embryos bisweilen ein blauer Streifen, welcher durch die gefärbten Blutzellen hervorgerufen wird.

Unterhalb des Darmes sind die Mesodermzellen wenig zahlreich; eine beträchtlichere Anhäufung derselben befindet sich, wie bereits

weiter oben bemerkt worden ist, nur hinter dem dritten Extremitätenpaar.

Der ganze Embryo ist mit einem einschichtigen Epithel bekleidet, welches auf dem Rücken und den Seiten des Embryos den Charakter einer sehr dünnen Membran mit flachen Kernen aufweist; auf der Ventralseite ist das Epithel dagegen hoch und seine Kerne sind in radialer Richtung in die Länge gestreckt.



Textfig. 62.

Chaetonymphon. Querschnitt durch einen Embryo auf dem Niveau der p^1. *c* — Rest des Blastocoels im Innern der Extremitäten; *mes* — Mesoderm; *vit* — Dotterkerne; *am* — amoeboide Kerne. Oc. 4; Object. 4 mm.

Über den Bau der sich im Ei ausbildenden sechsfüßigen Larve wird weiter unten, im Kapitel über die Metamorphose von *Chaetonymphon*, ausführlich die Rede sein.

Die postembryonale Entwicklung.

Die Beschreibung der postembryonalen Entwicklung der Pantopoden kann in sehr bequemer Weise in zwei bis zu einem gewissen Grade selbständige Kapitel zerlegt werden. Das erste Kapitel betrifft hauptsächlich die äußerlichen Veränderungen in der Gestalt des Körpers der Larven und deren Biologie, wie auch die Anatomie der sechsfüßigen Larven; das zweite Kapitel umfaßt einige Einzelheiten der Organogenese der späteren Entwicklungsstadien. Während das erste

dieser Kapitel, infolge der Verschiedenartigkeit der Larven selbst, wie auch ihrer Lebensweise, in mehrere Teile zerlegt werden muß, bedarf das zweite Kapitel keiner solchen Zerlegung, indem die Organogenese in ihren allgemeinen Zügen bei allen Larven in gleicher Weise verläuft.

I. Die Veränderungen der äußeren Gestalt der Larven und deren Biologie.

Die Metamorphose der Larven weist bei den verschiedenen Pantopoden einen sehr verschiedenartigen Charakter auf. Den Ausgangspunkt derselben bildet in den weitaus meisten Fällen die aus dem Ei schlüpfende sechsfüßige Larve, das Protonymphonstadium. Bei den dotterarmen Pantopodenformen verläßt eine solche Larve sehr bald den väterlichen Körper und geht zum selbständigen Leben über. Die mit Dotter überladenen Larven andrer Pycnogoniden dagegen bleiben noch lange Zeit nach dem Ausschlüpfen hindurch an dem Körper des die Eier mit sich herumtragenden Männchens befestigt, in gewissen Fällen (*Boreonymphon*) selbst solange, bis sie ihre definitive Körpergestalt erlangt haben.

Es scheint mir natürlicher, meine weiteren Darlegungen mit den Larven des ersten Typus zu beginnen, indem der Verlauf der Metamorphose bei den Larven des zweiten Typus durch den den Körper ausfüllenden Dotter beeinträchtigt werden kann. Auch unter den Larven der ersteren Art wird man noch mehrere Kategorien unterscheiden können. Und zwar fällt die Lebensweise der einen derselben in ihren wichtigsten Zügen mit der Lebensweise des erwachsenen Organismus zusammen, während bei andern die Biologie der Larve viele durchaus eigenartige Züge aufweist. Die ersteren dieser Larvenformen müssen zuvor besprochen werden, indem bei den zweiten die Metamorphose sehr häufig starken Veränderungen unterworfen ist, und zwar weil diese Larven eine andre Lebensweise führen, als das erwachsene Stadium. Indem wir uns von den soeben dargelegten Erwägungen leiten lassen, beginnen wir das vorliegende Kapitel mit der Beschreibung der Metamorphose von *Phoxichilus spinosus*.

1. *Phoxichilus spinosus* Montague.

Beschreibungen einiger weniger einzelner Entwicklungsstadien von *Endeis vulgaris* Dohrn finden wir bei Dohrn (1881), allein der vollständige Verlauf der postembryonalen Entwicklung der Gattung *Phoxichilus* ist noch nicht festgestellt worden. Und doch bietet derselbe

ein gewisses Interesse, weil bei *Phoxichilus*, wie bei *Pycnogonum* eine regressive Metamorphose und das völlige Verschwinden der beiden vorderen Extremitätenpaare beobachtet wird.

Larvenstadien von *Phoxichilus spinosus* habe ich während meines Aufenthaltes auf der biologischen Station zu Millport Ende Juni und Anfang Juli des Jahres 1911 gesammelt.

Larven in recht beträchtlicher Anzahl wurden auf Laminarien angetroffen, welche mit *Obelia*-Kolonien dicht bedeckt waren. Die Laminarien wuchsen in sehr geringer Tiefe, von ungefähr 2—4 m. Außer den *Phoxichilus*-Larven wurden keinerlei andre Pantopoden auf den Laminarien angetroffen. Während der ganzen Zeit meiner Nachforschungen nach diesen Tieren habe ich sogar niemals erwachsene, geschlechtsreife *Phoxichilus* oder Männchen dieser Art mit Eierklumpen antreffen können, sondern stets nur Larven derselben. Anfangs fand ich hauptsächlich junge Stadien, allein nach einigen Tagen gelang es mir auch ältere Stadien zu erbeuten.

Der hier angeführte Umstand spricht sehr zugunsten der Annahme, daß die sechsfüßigen *Phoxichilus*-Larven durch das Wasser auf die Laminarien geraten waren. Eine andre Erklärung, z. B. daß nach der Ausbildung der Brut die erwachsenen *Phoxichilus* ausgestorben wären, erscheint mir sehr wenig wahrscheinlich.

Die Lebensweise der *Phoxichilus*-Larven ist auf allen Stadien, bis zur Bildung aller Extremitätenpaare einschließlich, eine sehr gleichartige. Die sechsfüßige Larve kriecht mit dem Kopf voran in den Kelch des Hydranthen von *Obelia* und setzt sich dort zwischen der Hydrotheca und dem Körper des Polypen in der Art fest, daß die Dorsalseite der Larve der Hydrotheca, ihre Ventralseite dagegen dem Polypen zugewandt ist (Taf. XIX, Fig. 7). Ihre Scheren hält die Larve weit nach vorn ausgestreckt und klammert sich mit ihnen an der Basis selbst des Hydranthenköpfchens fest. Gleichzeitig dringt der stark nach der Ventralseite herabgebogene Schnabel der Larve (der Vorteil dieser schon von Dohrn erwähnten Krümmung wird nunmehr begreiflich!), etwas unterhalb des Tentakelkranzes in die Körperwand des Polypen ein und bald darauf beweisen die Schluckbewegungen des Schlundes, daß die Larve begonnen hat, sich auf Kosten des Polypen zu ernähren. Augenscheinlich verzehrt die Larve nicht den Körper des Hydroidpolypen selbst, als vielmehr den Inhalt seiner Gastralhöhle. Wenigstens habe ich niemals Anzeichen einer ernsteren Beschädigung der Hydranthen durch die Larven beobachten können. Das zweite und das dritte Beinpaar nehmen gar keinen Anteil an der

Befestigung am Hydranthen: bei der festsitzenden Larve sind sie weit nach den Seiten ausgebreitet. Offenbar bedient sich die Larve ihrer p^2 und p^3 nur zum Hereinkriechen in das Innere des Kelches der *Obelia*.

Es ist von Interesse, daß auch auf viel älteren Entwicklungsstadien befindliche Larven in der soeben beschriebenen Stellung angetroffen werden, wie dies aus der Fig. 8 der Taf. XIX zu ersehen ist. Solche große Formen haben schon nicht mehr im Innern der *Hydrotheca* Platz, in welche nunmehr nur noch der Schnabel und die p^1 hereinragen. Ob die Larve während ihrer ganzen Entwicklung auf ein und demselben Hydranthen sitzen bleibt, oder ob sie dieselben wechselt, kann ich nicht mit völliger Bestimmtheit entscheiden. Es scheint mir, als ob der größere Teil der Entwicklung auf ein und demselben Polypen verläuft, indem die Larve selbst auf den spätesten Stadien stets ganz frei an dem Hydranthen aufgehängt ist, ohne sich mit ihren Beinen an dem Stamm der *Obelia*-Kolonie festzuklammern; die Beine der Larve bleiben wenig beweglich, weshalb auch die Larve selbst wohl kaum dazu befähigt ist, ihren Aufenthaltsort zu verändern und von einem Polypen auf einen andern zu klettern. Die Häutung dagegen, wie dies LOMAN (1907) für die Larven von *Phoxichilidium* nachgewiesen hat, kann auch im befestigten Zustand der Larve sehr leicht vor sich gehen.

Ich gehe nunmehr zu der Beschreibung der Larven über.

Stadium I. Den Ausgangspunkt für meine Studien bildete die sechsfüßige Larve (Taf. XIX, Fig. 1). Das entsprechende Stadium von *Phoxichilus vulgaris* ist bei DOHRN (1881, auf seiner Fig. 18, Taf. XI) abgebildet worden. Die Larve besitzt einen kurzen, nach dem Hinterende zu etwas verjüngten Körper. Dieses Sichstrecken des hinteren Körperendes ist das erste Merkmal des Überganges auf das nächste Stadium. Von dem vorderen Ende des Rumpfes, sozusagen von seinen Schultern, ragt ein Paar mächtig entwickelter p^1 nach vorn. Beide Scherenäste der p^1 sind glatt, ohne irgendwelche Vorsprünge oder Zähnelungen an ihrem inneren Rande. An dem Basalglied der p^1 befindet sich ein kurzer Spinndorn. Eine charakteristische Eigentümlichkeit dieses Dornes bei der Gattung *Phoxichilus* besteht darin, daß er nicht cylindrisch, sondern in dorsoventraler Richtung stark komprimiert ist. Genau genommen stellt der Dorn auch hier ein cylindrisches Röhrchen dar, aber längs der Seite des Röhrchens, welche der Medianlinie der Larve zugewandt ist, zieht sich ein dünner cuticularer Kamm oder Keil hin, dessen Anwesenheit dem Dorn ein komprimiertes Aus-

sehen verleiht. DOHRN (1881, S. 70) verlegt die Öffnung der Spinndrüse irrtümlich an die Basis des Dornes; in Wirklichkeit befindet sie sich, wie bei den übrigen Pantopoden, ganz an dem Gipfel des Dornes. Die Spinndrüsen selbst bestehen jederseits aus nur zwei Zellen, wie wir dies bei den meisten Pantopodenlarven kennen gelernt haben. Außer diesen Drüsen liegen innerhalb der p^1, an deren innerem Rande, noch zwei große, drüsige Massen, von denen eine jede aus mehr als zehn ziemlich großen Zellen besteht. Eine dieser Massen liegt näher an der Dorsalseite, die andre näher an der Ventralseite der p^1. Diese Massen stellen nichts andres dar, als die »Scherendrüsen« von MEISENHEIMER (1902), welche von ihm für den beweglichen Ast der Schere von *Ammothea* und sodann von mir (1901) auch für den unbeweglichen Ast der Schere von *Nymphon strömii* entdeckt wurden. Die Kanäle dieser Drüsenmassen münden an den Enden beider Haken der Schere nach außen.

Das zweite und das dritte Beinpaar sind wie stets dreigliedrig, wobei das letzte Glied den Charakter einer Kralle besitzt, welche an ihrer Basis mit einer ziemlich langen Nebenkralle versehen ist.

Der mit seiner Basis zwischen den Basalgliedern der p^1 sitzende Schnabel der Larve ist fast senkrecht nach unten gerichtet, wie dies bei DOHRN sehr richtig abgebildet ist.

Der Darm der Larve bildet eine centrale Tasche mit zwei von derselben abgehenden Paaren blindgeschlossener Ausstülpungen. Das eine Paar derselben ist nach vorn zu den p^1 gerichtet, tritt aber noch nicht in dieselben ein; das andre Paar von Divertikeln ragt nach den Seiten und entspricht seiner Lage nach dem dritten Extremitätenpaar. Enddarm und After fehlen. In dem Nervensystem endlich ist außer den von DOHRN beschriebenen oberen Schlundganglion und ersten (doppelten) Bauchganglion auch noch die Anlage des zweiten Bauchganglions enthalten, welches den zukünftigen p^4 angehört.

Die sechsfüßige Larve geht allmählich, ohne eine Häutung durchzumachen, in das nächstfolgende Stadium über:

Stadium II. Dieses Stadium unterscheidet sich von dem vorhergehenden hauptsächlich dadurch, daß der Körper der Larve in die Länge gestreckt ist, und daß die Anlagen der p^4 in Gestalt zweier seitlicher Höcker auftreten (Taf. XIX, Fig. 2). Die vorderen Ausstülpungen des Darmes reichen nunmehr bis in die Basis der p^1 herein. Außerdem ist, entsprechend den Anlagen der p^4, an den Seiten des Darmes noch ein Paar kleiner Fortsätze aufgetreten. Das Hinterende des Darmes ist mit der Körperwand durch einen dichten Zellenstrang

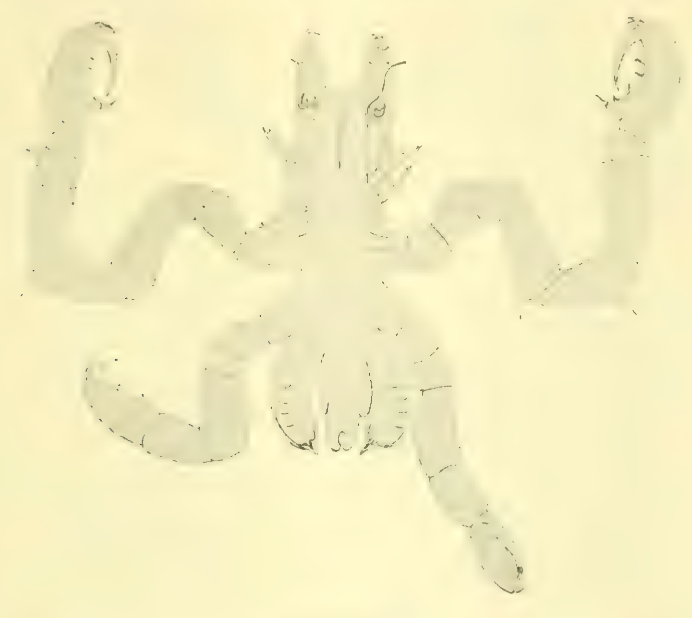
verbunden. Analoge Verbindungsstränge durchsetzen die Körperhöhle auch seitlich vom Darm. Das erste Bauchganglion hat sich unter das Ectoderm versenkt. Ihm entsprechend bemerkt man unter der Bauchwand des Körpers ein (?) Paar von Ventralorganen.

Das Stadium III ist von dem vorhergehenden durch eine Häutung geschieden (Taf. XIX, Fig. 3). Bei einer im allgemeinen übereinstimmenden Körpergestalt zeigt die Larve nunmehr folgende Veränderungen. Vor allem ändert sich die Lage des Schnabels. Nachdem er zuvor senkrecht zur Ventralfläche des Körpers stand, ist der Schnabel nunmehr fast gerade nach vorn gerichtet und befindet sich in einer Fläche mit dem übrigen Körper. Die Anlagen der p^4 sind stark gewachsen und haben das Aussehen ungegliederter, ziemlich langer, am Ende zugespitzter Fortsätze. Es ist ersichtlich, daß das Tier sich zur nächsten Häutung vorbereitet, indem sich unter der Cuticula bereits eine neue Cuticula gebildet hat, welche zahlreiche Falten bildet, weil die heranwachsenden Extremitäten nur mit Mühe innerhalb des alten cuticularen Futterales Platz finden. Hinter diesem Beinpaar sind bereits die Extremitäten des fünften Paares in Gestalt eines kleinen nach hinten gerichteten Höckerpaares angelegt. Ihnen entsprechend tritt an der ventralen Körperfläche auch eine paarige Ectodermverdickung auf — die Anlage eines Ganglions. Was die p^2 und die p^3 betrifft, so haben dieselben ihre früheren Dimensionen beibehalten, indem sie im Wachstum hinter dem übrigen Körper zurückbleiben. Am hinteren Körperende wird die Einstülpung des Proctodäums deutlich sichtbar. Eine Verbindung zwischen der Höhlung des Proctodäums und dem Lumen des Mitteldarms ist indessen noch nicht vorhanden.

Stadium IV. Dies auf Taf. XIX, Fig. 4, abgebildete Stadium geht aus dem vorhergehenden nach dessen Häutung hervor. Der Hauptunterschied von dem soeben beschriebenen Larvenstadium besteht darin, daß die p^4 wiederum stark gewachsen sind und eine Gliederung erfahren, sowie an ihrem Ende eine Haupt- und Nebenkralle erhalten haben; außerdem sind die Anlagen der p^5 aufgetreten. Was die p^5 betrifft, so befinden sie sich jetzt in dem gleichen Zustande, in welchem sich das vierte Extremitätenpaar auf dem dritten Stadium befunden hatte. Der Darm erstreckt sich nunmehr sehr weit in die p^4 und p^5 bis zu deren letzten Glied einschließlich. Zwischen dem Mittel- und dem Enddarm ist von diesem Stadium angefangen, eine unmittelbare Verbindung vorhanden.

Es erfolgt nochmals ein Häutungsprozeß und wir erhalten das Stadium V (Textfig. 63), mit welchem der Moment der Atrophie

der p^2 und p^3 zusammenfällt. Das vierte Beinpaar erhält jetzt seine definitive Gestalt, das fünfte besteht aus nur fünf Gliedern, während das sechste noch ganz ungegliedert ist. Hinter diesem letzteren findet sich schon ein Paar von Höckern, welches das zukünftige siebente Extremitätenpaar darstellt. Das erste Beinpaar ist wenig gewachsen und dient wie zuvor zur Befestigung am Körper der *Obelia*-Polypen. In den p^2 und p^3 dagegen ist der Inhalt stark geschrumpft und steht nunmehr von der Cuticula ab. Diese Extremitäten haben das Aussehen, als wollten sie abfallen. Und in der Tat fallen die p^3 bisweilen



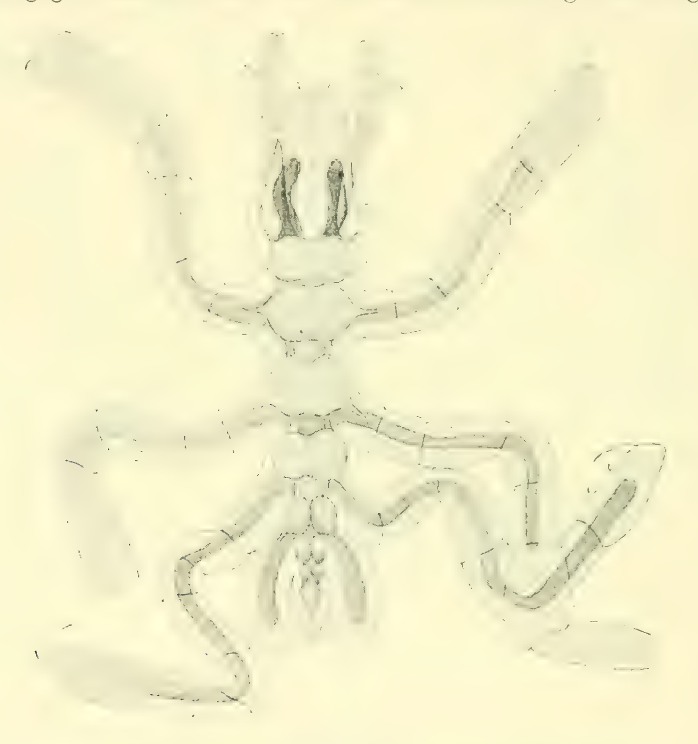
Textfig. 63.

Phoxichilus. Stadium V. Der Inhalt der p^2 und p^3 hat sich von der Cuticula zurückgezogen.

noch vor der nächsten Häutung von dem Körper ab und es bleiben an ihrer Stelle nur kleine Erhebungen bestehen. Ein diesem entsprechendes Stadium ist von DOHRN (1881, Taf. XI, Fig. 21) abgebildet worden. Weiterhin ergibt die vierte Häutung das Stadium VI (Textfig. 64). Die hauptsächlichste charakteristische Eigentümlichkeit dieses Stadiums besteht darin, daß von den p^2 nur ein kleiner eingliedriger Fortsatz übrig bleibt. Die Stelle der früheren p^3 dagegen läßt sich nur an dem bindegewebigen Strang erkennen, welcher sich an dem entsprechenden Ort von dem ersten Bauchganglion nach der Hypodermis erstreckt. Um dieselbe Zeit habe ich auch erstmals zwei Paare

von Darmdivertikeln bemerken können, welche weit in das Innere des Schnabels von *Phoxichilus* hineinreichen.

Das erste Beinpaar besitzt noch ein völlig normales Aussehen; innerhalb der p^1 sind sowohl die Spinndrüsen, wie auch die Scherendrüsen zu sehen. Das siebente Extremitätenpaar stellt noch immer einen ungegliederten Fortsatz dar. Starke Veränderungen hat dagegen



Textfig. 64.

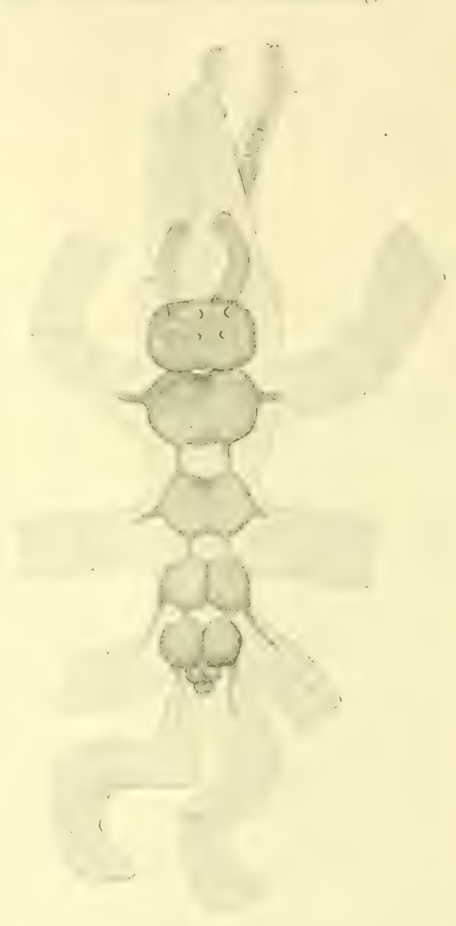
Phoxichilus. Stadium VI. Das zweite Beinpaar hat das Aussehen von Höckerchen; das dritte Paar ist ganz verschwunden.

das ventrale Nervensystem erlitten, welches schon dem Nervensystem des erwachsenen Tieres ähnlich geworden ist.

Dasselbe besteht aus dem ersten Bauchganglion, welches den p^2 und p^3 entspricht, dem zweiten bis fünften Ganglion, welche die Gangbeine innervieren und außerdem noch aus zwei Paaren kleiner, zum Hinterleib gehöriger Ganglien. Diese Ganglien sind vorderhand noch mit allen übrigen in einer Horizontalebene angeordnet. Das Vorhandensein von zwei Paaren rudimentärer Bauchganglien bei jungen Stadien von *Phoxichilus* ist schon von Dohrn festgestellt worden. Zum

Unterschied von den früheren Stadien, sind die zuvor einander stark genäherten zweiten bis fünften Bauchganglien bei der uns beschäftigenden Larve auseinandergerückt und stehen nur noch vermittels ziemlich langer Längscommissuren miteinander in Verbindung.

Das Stadium VII (Textfig. 65) ist von dem sechsten wiederum durch eine Häutung getrennt und bezeichnet den Zeitpunkt der Reduktion des ersten Beinpaares. In seiner äußeren Gestalt unterscheidet sich dieses Stadium dadurch von dem vorhergehenden, daß alle Gangbeine gegliedert sind, wobei das letzte Paar indessen nur eine noch unvollständige Zahl von Gliedern (im ganzen fünf) aufweist. Der Hinterleib ist nach oben umgebogen und die Insertionsstellen der p^7 sind einander unter demselben genähert. Entsprechend der Umbiegung des Hinterleibes krümmt sich auch das Ende des Bauchnervenstranges auf den Rücken und zwar speziell die beiden Abdominalganglien. Von dem dritten Extremitätenpaar bleibt keine äußere Spur bestehen, während das zweite Paar, im Vergleich zum Stadium VI, bis auf zwei kleine Höckerchen reduziert wird. Die tiefeingreifendsten Veränderungen beziehen sich auf das erste Beinpaar. An einigen Larven des gegebenen Stadiums haben die p^1 noch ein normales Aussehen; nur haben sich ihre Spinnzellen abgerundet und von ihren Ausführgängen abgelöst; die in das Innere der p^1 hereinziehenden Blindsäcke des Darmes sind noch deutlich zu erkennen.



Textfig. 65.
Phoxichilus. Stadium VII. Im Innern der p^1 sieht man die atrophierenden Spinndrüsen.

Bei andern Larven von gleichem Alter (Taf. XIX, Fig. 10, linke Seite) steht der Inhalt der p^1 von der Cuticula ab und ist geschrumpft. Die Darmfortsätze werden eingezogen und verschwinden; die Muskeln und Drüsen der p^1 unterliegen dem Zerfall und der gesamte Inhalt der p^1 besteht nunmehr aus zahlreichen Kugeln oder Ballen von verschiedener Größe; gleichzeitig hiermit erfolgt das Abfallen des Spinndorns. Schließlich verbleibt bei manchen Larven von den p^1 nur noch ein leeres Futteral (Taf. XIX, Fig. 10, rechte Seite). Der größte Teil des Inhalts hat sich in das Innere des Rumpfes zurückgezogen. Allein etwa ein Drittel dieses Inhalts bleibt in Gestalt unregelmäßig geformter körniger Anhäufungen in der Höhlung der p^1 zurück und wird demnach aus dem Körper ausgestoßen. Bei dem hierauf folgenden

Stadium VIII ist keine Spur der p^1 mehr zu bemerken. Ich kann indessen nicht mit Bestimmtheit angeben, ob dieses Stadium durch einfaches Abfallen der Futterale der p^1 hervorgeht, oder ob der Übergang des einen Stadiums in das andre von einer vollständigen Häutung des Tieres begleitet wird. Das Tier nimmt nunmehr seine definitive Gestalt an. Das zweite Extremitätenpaar sinkt auf die Stufe kaum bemerkbarer, zu beiden Seiten der Schnabelbasis liegender Wülste herab. Was dagegen die p^3 betrifft, so beginnt bei den Männchen hinter den soeben erwähnten Wülsten die Bildung der definitiven ovigeren Extremitäten. Gleich den Anlagen aller übrigen Extremitäten, entstehen auch die p^3 in Gestalt ungegliederter Fortsätze des Körpers, so daß sie erst nach erfolgter neuer Häutung den Charakter von gegliederten Füßen annehmen können. Um seine vollständige Metamorphose zu beendigen, muß das Männchen demnach mindestens sechs Häutungen durchmachen; das Weibchen erreicht den gleichen Zustand bereits auf dem Stadium VIII. In Anbetracht des Umstandes, daß die p^3 auf dem Stadium VII spurlos verschwinden, ist *Phoxichilus* als Objekt wenig dazu geeignet, die wichtige Frage danach entscheiden zu helfen, ob die p^3 der erwachsenen Pantopoden dem gleichen Gliedmaßenpaare der sechsfüßigen Larve entsprechen, oder ob sie als Neubildung gelten müssen.

Die Antwort auf diese Frage werden wir bei der Besprechung der Entwicklung einiger andrer Pantopoden geben können.

2. *Nymphon strömii* Kröyer.

Obgleich ich nur sechsfüßige Larven zu meiner Verfügung hatte, so glaube ich die Larven dieser Art auf Grund des Charakters ihrer Metamorphose doch an die Larven von *Endeis* anschließen zu können,

indem ich mich hierbei auf ihren Bau und auf eine Beobachtung stütze, welche ich über die Lebensweise der Larven von *Nymphon* angestellt habe.

Ihrem allgemeinen Habitus nach erinnern die Larven von *Nymphon strömii* sehr an diejenigen von *Phoxichilus* und *Ammothea echinata*, wie sie von MEISENHEIMER (1902) beschrieben worden sind. Diese Ähnlichkeit macht sich besonders geltend in den annähernd gleichen Größenverhältnissen der Spinndorne und der Endglieder der p^2 und p^3.

Der Körper (Taf. XVIII, Fig. 2) ist breit und kurz, aber nicht quadratisch, wie bei den Larven von *Ammothea echinata*, sondern nach dem Hinterende zu allmählich abgerundet.

Vorn, näher zur Ventralseite des Körpers, entspringt der Schnabel, welcher mit dem Körper in einer Horizontalebene liegt. Der Schnabel ist verhältnismäßig kurz und dick und wird nach seinem Vorderende zu nur wenig dünner. Der Gipfel des Schnabels ist gleichsam abgeschnitten und besitzt eine vollständig glatte Oberfläche. In seinem Inneren enthält der Schnabel den Vorderdarm, sowie Muskeln und die Schnabelganglien.

Die Extremitäten des ersten Paares sind gut entwickelt und wie stets vorn, über der Schnabelbasis dem Körper angegliedert (Taf. XVIII, Fig. 2). Sie sind dreigliedrig, und dabei bildet das letzte Glied in Gemeinschaft mit dem distalen Fortsatz des zweiten Gliedes eine mächtige Schere. An den inneren Rändern oder Schneiden beider Scherenäste kann man bei starker Vergrößerung des Mikroskopes eine wechselnde Anzahl kleiner Zähnchen bemerken). Das erste, basale Glied der p^1 ist mit einem Spinndorn versehen. Letzterer hat die Gestalt eines hohlen, cylinderförmigen Röhrchens, welches nach seinem freien Ende zu allmählich dünner wird. Die Dimensionen des Dornes sind annähernd die gleichen, wie bei *Ammothea echinata*, und zwar ragt seine Spitze kaum über das Ende der Schere hinaus.

Die Extremitäten des zweiten und dritten Paares sind einander durchaus ähnlich. Eine jede derselben besteht aus einem sehr kurzen Basalglied, auf welches das zweite Glied folgt, dessen Länge diejenige des ersten um das dreifache übertrifft. Auf das zweite folgt das dritte und letzte Glied, welches die Gestalt einer Kralle besitzt; an Länge übertrifft dieses Glied das zweite um ein weniges.

Die Basalglieder der p^2 und p^3 tragen an ihrer Außenseite je einen ziemlich langen, dünnen Dorn. MEISENHEIMER (1902) hat zuerst auf die Homologie dieser Dorne mit dem Spinndorn der p^1 hingewiesen.

Bei der kürzlich ausgeschlüpften Larve sind diese Dorne mit zahlreichen kurzen und zarten Härchen bedeckt. Analoge Härchen wurden zuerst von Dohrn (1869) für die Larven von *Pycnogonum litorale* nachgewiesen. Die Endglieder der p^2 und p^3 sind an ihren Enden stark zugespitzt, an ihrem inneren Ende mit einem kräftigen Zahn versehen und außerdem sitzen auf ihrer ganzen Oberfläche kleine Dorne unregelmäßig zerstreut (Taf. XVIII, Fig. 16).

Die Anordnung der p^2 und p^3 ist eine etwas andre, als bei den Larven von *Endeis* und *Ammothea*. Während diese Extremitätenpaare bei letzteren ziemlich weit von einander abstanden, sind ihre Insertionsstellen bei *Nymphon strömii* einander dicht genähert und dabei gleichzeitig nachdem vorderen Körperende gerückt. Derartige Einzelheiten verdienen aus dem Grunde Beachtung, weil Veränderungen in der Lage der Extremitäten auch eine Veränderung des Charakters der Bewegungen der Larve zur Folge haben. Dies macht die Annahme wahrscheinlich, daß die andre Lage der Extremitäten bei *Nymphon strömii* in Abhängigkeit steht von der Anpassung dieser Art an ein andres Substrat als dasjenige, auf welchem die Larven von *Ammothea* herumkriechen. Die gleiche Anordnung der Extremitäten wie bei *Nymphon strömii*, finden wir auch bei einigen andern *Nymphon*-Arten, und zwar bei *N. gallicum* Hoek nach Hoek (1881 b, Taf. XXX, Fig. 41), bei *N. longitarse* Kröyer u. a. nach Meinert (1899, Taf. II, Fig. 20).

Der Körper der Larve ist mit einer dünnen cuticularen Schicht bekleidet, unter welcher die Hypodermis liegt. Letztere hat die Gestaltung eines flachen Epithels. Seine einzelnen Elemente sind sehr klein, mit Ausnahme einiger Zellen, welche einen drüsigen Charakter annehmen.

Die sechsfüßigen Larven der Pantopoden sind sehr reich an Drüsen, welche dazu noch einen äußerst verschiedenartigen Charakter aufweisen. Eine ausführliche Beschreibung des Drüsensystems der Larven von *Ammothea echinata* wurde von Meisenheimer (1902, p. 218—220) gegeben, welcher eine ganze Reihe neuer Drüsen in den Extremitäten dieser Art entdeckt hat. Bei dem Studium der sechsfüßigen Larven von *Nymphon strömii* war es mir möglich das Verzeichnis solcher Drüsen noch zu vervollständigen (vgl. auch Dogiel, 1911).

In Anbetracht des Umstandes, daß das Drüsen- und das Nervensystem der Larven in meiner früheren Arbeit ausführlich beschrieben worden ist, werde ich hier nur bei einigen Teilen dieser Organsysteme verweilen, welche von mir noch nicht besprochen worden sind.

1. Die Drüsen der basalen Extremitätenglieder. MEISENHEIMER beschreibt drei Paare analoger Drüsen, welche in den Basalgliedern der Extremitäten liegen und durch einen langen Ausführgang an der Spitze eines beweglichen Dornes an jeder Extremität nach außen münden. In dem ersten Beinpaar sind diese Drüsen außerordentlich mächtig entwickelt und waren schon lange bekannt: es sind dies die Spinndrüsen.

Die Spinndrüsen der Larven von *Nymphon* erinnern sehr an diejenigen von *Ammothea*. Eine jede dieser Drüsen besteht aus zwei sehr großen, birnförmigen, dicht aneinander liegenden Zellen (Taf. XVIII, Fig. 24). Beide Zellen zusammengenommen haben, wie dies aus den Zeichnungen zu ersehen ist, eine herzförmige Gestalt. Die zugespitzten Enden der Zellen sind nach der Basis des Spinndornes der p^1 gerichtet. In dem erweiterten Teil einer jeden Zelle ist ein durchsichtiger Kern mit großem Kernkörperchen zu sehen, während der größere Teil der Zelle dicht mit äußerst kleinen runden Körnchen angefüllt ist.

Sowohl die soeben erwähnten Körnchen, wie auch die von den Zellen ausgeschiedenen Spinnfäden bleiben bei der intravitalen Färbung ungefärbt. Weder das Neutralrot, noch Methylenblau, Nilblau und Bismarckbraun üben eine Wirkung auf sie aus. Bei fixierten Larven färbt sich der Drüseninhalt im Gegenteil sehr intensiv mit vielen Färbemitteln, wie z. B. mit Boraxcarmin, DELAFIELDschem Hämatoxylin und Eosin.

Das zugespitzte Ende der Spinnzelle enthält eine Höhlung, welche die Umrisse der ganzen Zelle, nur in verkleinertem Maßstabe, wiederholt. Im Innern dieser Höhlung bemerkt man eine zarte Strichelung, welche durch die Anwesenheit feinster Fädchen oder Strahlen des Secrets bedingt ist, die nach der Spitze der Zelle verlaufen; hier verschmelzen die Höhlungen beider Zellen zu einem gemeinsamen Kanal. Letzterer ist von einer Cuticula ausgekleidet und verläuft bis zum Ende des Spinndornes, wo er durch eine runde Öffnung nach außen mündet. Der Inhalt des Kanals, wie auch der bereits aus dem Dorn nach außen getretene Spinnfaden sind vollständig homogen; eine Zusammensetzung derselben aus dünneren Fädchen ist nicht zu bemerken.

Die Wandungen des Drüsenkanals werden von einer Zelle gebildet, welche an der Basis des Spinndornes liegt. Die Spinnzellen selbst sind stets von mehreren Belagzellen umgeben, von denen ein Teil eine ganz bestimmte Lage besitzt. So umfaßt ein Paar derselben stets die zugespitzten Enden beider Spinnzellen der Drüse, während die beiden andern (von MEISENHEIMER nicht bemerkten) Zellenhaare an der

oberen und unteren Fläche der Stimmzellen angeordnet liegen, wie dies auf der Fig. 24 der Taf. XVIII angegeben ist.

Was die den Spinndrüsen entsprechenden Drüsen in den Basalgliedern der p^2 und p^3 betrifft, so gebührt MEISENHEIMER das Verdienst, dieselben entdeckt zu haben. Ich selbst habe die erwähnten Drüsen nur mit großer Mühe bemerken können. Ihr Bau ist ein viel einfacherer. Eine jede Drüse stellt ein kleines Zellhäufchen dar (Taf. XX Fig. 15), in dem die inneren, drüsigen Zellen fast nicht von den äußeren Belagzellen zu unterscheiden sind. Außerdem befindet sich zwischen der Drüse und der Basis des Dornes des proximalen Gliedes, wie dies auch bei den p^1 der Fall war, eine Zelle, aus der die Wandung des Ausführganges gebildet wird.

2. Die Schnabeldrüsen sind bis jetzt noch von niemandem beschrieben worden. MEISENHEIMER (S. 228) sah im Innern des Schnabels eine Anhäufung irgendwelcher Zellen; ob dieselben aber als Nerven- oder als Drüsenzellen anzusehen sind, wagt er nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Bei den Larven einiger andrer Pantopoden sind die erwähnten Drüsen viel stärker entwickelt. Bei *Nymphon strömii* habe ich dieselben erst nach dem Erscheinen meiner ersten Arbeit über die Larven der Pantopoden (DOGIEL, 1911) entdecken können. Sie stellen (Taf. XVIII, Fig. 2) drei kleine Komplexe von Drüsenzellen dar, welche ganz das gleiche Aussehen haben, wie die Zellen der Scherendrüsen. Die erwähnten Komplexe liegen in den drei Schnabelantimeren, während ihre Ausführgänge am vorderen Schnabelende, an den Rändern der Mundöffnung, nach außen münden.

Den Bau und die Anordnung der Hautdrüsen habe ich schon früher beschrieben, so daß ich hier nur die Frage nach der Funktion der Hautdrüsen berühren will. Es ist dies insofern notwendig, als einer der neuesten Erforscher der Pantopoden, LOMAN (1907), zu der alten Auffassung von HOEK (1881 *B*) zurückkehrt, welcher die Hautdrüsen nicht als Drüsen, sondern als zur Atmung dienende Organe betrachtet. Was den drüsigen Charakter der erwähnten Bildungen betrifft, so kann über denselben kein Zweifel bestehen. DOHRN (1881) bezeichnete dieselben ganz richtig als »Hautdrüsen«. Wenn es LOMAN nicht gelungen ist den zelligen Charakter der Drüsensäckchen festzustellen, so hing dies nur mit den von ihm angewandten, ziemlich primitiven Untersuchungsmethoden zusammen; es genügt seine Zeichnungen zu betrachten, um sich von ihrer Grobheit und ungenügenden Genauigkeit zu überzeugen.

Indessen hat LOMAN meiner Ansicht nach Recht, wenn er mit

Hoek seinen Zweifel darüber ausspricht, ob die Drüsen zur Ausscheidung einer klebrigen Substanz dienen, welche den ganzen Körper des Tieres in einer ununterbrochenen Schicht bedeckt. Infolge der Anwesenheit eben dieser Substanz bleiben nach Dohrn Diatomeen, Algen, Rhizopoden u. a. m. in so großer Anzahl am Körper der Pantopoden haften.

Ich habe niemals irgende eine Bildung beobachtet, welche man hätte für das klebrige Häutchen Dohrns ansehen können. Außerdem bleiben die Larven der Pantopoden lange Zeit hindurch ganz frei von Algen und andern kleinen Organismen. Letztere treten erst bei zunehmendem Wachstum auf den Pantopoden auf, weshalb Hoek (1881 B) das Ankleben fremder Organismen an dem Körper dieser Tiere auf die bei den erwachsenen Tieren stärker ausgebildeten Systeme von Dornen und Borsten und andern Unebenheiten der Haut zurückführt.

Welche Bedeutung hat man aber nun den Hautdrüsen der Pantopoden zuzuschreiben? Ich vermute, daß man dieselben mit großer Sicherheit den Versonschen Drüsen oder Häutungsdrüsen der Insekten gleichstellen kann. Diese Drüsen sind von Verson (1890), Holmgren (1895), Nassonoff (1901), Plotnikoff (1904 u. 1905), Filiptschenko (1906) u. a. untersucht worden und zeigen sowohl in ihrem Bau wie auch in ihrer Anordnung große Ähnlichkeit mit den Drüsen der Pantopoden. Die Versonschen Drüsen bestehen aus einer geringen Anzahl (3) von Zellen, wobei das Secret der einzigen ausscheidenden Zelle einer solchen Drüse diese Zelle in Gestalt zahlreicher Vacuolen erfüllt. Die Ausführgänge der Versonschen Drüsen münden nicht selten am Gipfel kleiner höckerförmiger Erhebungen der Cuticula nach außen (so bei *Ocneria monacha*), wie wir dies auch bei den Pantopoden kennen gelernt haben. Außerdem zeichnen sich die Häutungsdrüsen der Larven verschiedener Insekten, wie auch der erwachsenen *Apterygota* durch die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung aus. So liegen sie zu je einer an der Basis der Beine, paarweise zu den Seiten der dorsalen Medianlinie in jedem Segment usw. Endlich können wir, abgesehen von allem eben Gesagten, bei den Pantopoden, in ihrer Eigenschaft als dazu noch häufig sich häutender Arthropodenformen, a priori die Anwesenheit von Exuvialdrüsen erwarten. Zudem gibt es in dem Körper der Pantopoden keine drüsigen Bildungen, welche ihrem Charakter nach so sehr für die Rolle von Häutungsdrüsen geeignet wären, wie gerade die als »Hautdrüsen« bezeichneten Organe.

Auf Grund aller hier mitgeteilten Betrachtungen halte ich die Hautdrüsen aller Pantopoden für Häutungsdrüsen.

Das Muskelsystem. Das System der quergestreiften Muskeln bei den Larven von *Nymphon* erinnert so sehr an dasjenige von *Ammothea echinata*, daß seine Beschreibung eine wörtliche Wiederholung des entsprechenden Teiles der Meisenheimerschen Arbeit (1902) darstellen würde. Aus diesem Grunde verweise ich den Leser auf die ausgezeichnete Darlegung der Muskulatur der Larve durch den genannten Autor.

In dem Körper der Larve ist aber außerdem auch noch ein System von glatten Muskelfasern enthalten, welches Meisenheimer völlig außer Acht gelassen hat. Erstens wird die Leibeshöhle der Larve an ihrem hinteren Ende von mehreren Zellen in verschiedenen Richtungen durchkreuzt; diese Zellen glaube ich als Muskelzellen ansprechen zu können. Es sind dies spindelförmige Zellen (Taf. XVIII, Fig. 3) mit einem Kern in ihrem mittleren Teil, welche von der Darmwand nach der Körperwand verlaufen. Sie zeigen keine Querstreifung und sind an beiden Enden zugespitzt, während die quergestreiften Muskelzellen in ihrer ganzen Ausdehnung ein und denselben Durchmesser aufweisen und an ihren Enden schräg abgestutzt sind. Das größte Interesse verdienen indessen die Muskeln des Darmes, welche eine außergewöhnlich symmetrische und dabei metamere Anordnung aufweisen.

Dieser Teil des Muskelsystems besteht aus nur drei Paaren großer Zellen, welche der Oberfläche des Mitteldarmes dicht anliegen. Das einzige Mittel, um diese Zellen deutlich sichtbar zu machen, ist ihre Färbung mit Methylenblau, welches sie sehr leicht aufnehmen.

Lange Zeit hindurch war ich unschlüssig (vgl. Dogiel, 1911), ob ich die soeben beschriebenen Elemente als muskulöse oder als nervöse Gebilde ansehen sollte. Die Entscheidung dieser Frage gelang mir vor allem durch Vergleichung mit den glatten Muskelfasern andrer Evertebraten, wie z. B. der *Platodes* u. a. m., ferner hauptsächlich auf Grund der Tatsache, daß bei andern Pantopoden den Stellen, wo den unsern analoge Zellen liegen, deutliche Einschnürungen des Darmes entsprechen. Dies spricht unbedingt für einen muskulösen Charakter der betreffenden Zellen.

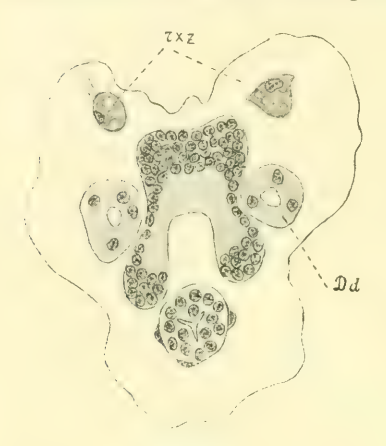
Das Nervensystem der Larven. Das Centralnervensystem ist von Meisenheimer schon in genügender Weise für *Ammothea* untersucht worden. Was das periphere Nervensystem der Pantopodenlarven anbetrifft, so war dasselbe bis zu dem Erscheinen meiner ersten Arbeit (Dogiel, 1911) mit Hilfe spezieller Methoden, wie z. B. durch Methylenblau, noch gar nicht untersucht worden.

Unter den Arbeiten meiner Vorgänger verdient nur die schon so oft von mir zitierte Arbeit von MEISENHEIMER (1902) Beachtung. Die wichtigste der von diesem Autor mitgeteilten Tatsachen ist die, daß das erste Extremitätenpaar der sechsfüßigen Larven von *Ammothea* nicht von dem oberen Schlundganglion innerviert wird, wie dies DOHRN, HOEK und andre für erwachsene Pantopoden gefunden hatten, sondern von den Schlundcommissuren. Die Commissuren haben auf dem erwähnten Entwicklungsstadium das Aussehen dicker Ganglienmassen, weshalb MEISENHEIMER (1902, S. 226) sie für ein »Bauchganglion« hält, »welches dem Segmente der ersten Extremität angehört«.

Ich gehe nunmehr zu der Darlegung meiner eignen Beobachtungen über. Das centrale Nervensystem der Larven von *Nymphon strömii* besteht aus dem oberen Schlundganglion, den Ganglien der Schlundcommissuren, dem zusammengesetzten (doppelten) ersten Bauchganglion und endlich aus den Anlagen des zweiten Ganglions der Bauchkette. Das obere Schlundganglion stellt eine ovale Bildung dar, welche über der Basis des Rüssels liegt und deren Längsachse senkrecht zum Körper der Larve verläuft. Die Schlundcommissuren sind bei der Betrachtung der Larven in toto schwer zu bemerken, indem sie von dem Darm und der Basis des ersten Extremitätenpaares verdeckt werden. Auf Schnitten ist ihr ganglióser Charakter indessen leicht zu erkennen (Textfig. 66). Bei der ferneren Entwicklung verschmelzen die Ganglien der Commissuren vollständig mit dem oberen Schlundganglion. Das erste Ganglion (Textfig. 67) der Bauchganglienkette erscheint schon bei der sechsfüßigen Larve zusammengesetzt und innerviert gleichzeitig die p^2 und die p^3; es hat sich zu dieser Zeit schon von der Hypodermis abgesondert. Die Anlagen des zweiten Bauchganglions (Textfig. 67 g^3) haben dagegen das Aussehen zweier einander in der Medianlinie berührender Verdickungen der Hypodermis. Das erste Bauchganglion berühren diese Anlagen entweder unmittelbar, oder sie sind mit demselben vermittels eines Paares kurzer Längscommissuren verbunden.

MEISENHEIMER hat die bei den Larven aller Pantopoden vorhandenen Ventralorgane völlig übersehen. Eine ausführlichere Besprechung dieser Organe gebe ich gelegentlich der Beschreibung der Metamorphose von *Chaetonymphon*, wo sie am deutlichsten ausgesprochen sind. Bei den Larven von *Nymphon* stellen die Ventralorgane paarige Zellmassen dar, welche durch die eine ihrer Seiten mit der Hypodermis verbunden sind, mit der andern dagegen die Ganglien berühren. Die sechsfüßige Larve besitzt drei Paare von Ventralorganen.

Das eine derselben entspricht den Ganglien des Schlundcommissur und liegt etwa an der Stelle, wo die Basis der p^1 an ihrem inneren Rande in den Rumpf übergeht. Die beiden andern Paare liegen unterhalb des ersten Bauchganglions (Textfig. 67 *Vo*), dessen zusammengesetzte Natur durch ihre Anwesenheit in glänzender Weise bestätigt wird.



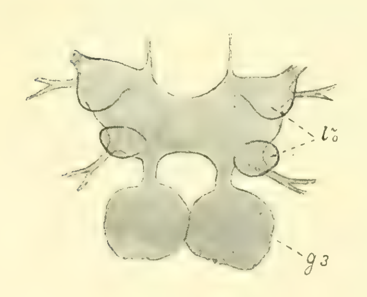
Textfig. 66.

Nymphon. Querschnitt durch die sechsfüßige Larve im Niveau des Gehirns und der Schlundcommissuren. *Dd*, vordere Darmdivertikel; *exz*, excretorische Zellen. Oc, 4; Object. 4 mm.

Die Anlagen des zweiten Bauchganglions besitzen noch keine Ventralorgane.

Das periphere Nervensystem der Larven zeigt einen äußerst einfachen Bau, den ich in meiner Arbeit vom Jahre 1911 beschrieben habe.

Der Verdauungskanal. Der Vorderdarm durchsetzt den ganzen Schnabel und reicht mit seinem hinteren abgerundeten Ende in den Rumpf hinein. Die Grenze zwischen dem Vorder- und dem Mitteldarm ist sehr deutlich ausgesprochen. Der Mitteldarm bildet drei blind endende Ausstülpungen, wie dies auch bei den Larven ven *Ammothea* der Fall war. Das vordere Paar derselben beginnt an der oberen Seite des Darmes und dringt in die Basis der p^1 ein; das mittlere Paar verläuft gerade aus nach den Seiten des Körpers und liegt auf einem Niveau mit der Basis der p^2 und p^3 (in welche es indessen nicht eindringt). Die Enden der Blindsäcke des dritten Paares sind nach hinten gerichtet und stehen durch zellige mesenchymatöse Stränge mit der Körperwand in Verbindung. Ob dieses Paar von Blindsäcken dem dritten Beinpaar entspricht, wie MEISENHEIMER (1902, S. 228) dies vermutet, oder ob es sich späterhin in die Anlagen der p^4 erstreckt, kann ich nicht mit Gewißheit angeben.



Textfig. 67.

Nymphon. Bauchnervenstrang der se chs füßigen Larve. *Vo*, Ventralorgane.

Der Darm besitzt ein ziemlich weites Lumen. Die Wand des

Mitteldarms (Taf. XVIII, Fig. 5) besteht aus einer Schicht von Zellen. Stellenweise sind die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen schwer zu unterscheiden, an andern Stellen dagegen ist ein deutliches Epithel vorhanden. Die Zellen des Mitteldarms sind dicht mit zahlreichen großen Dotterkörnchen angefüllt. An der äußeren Oberfläche des Mitteldarms liegen hier und da Zellen des splanchnischen Mesoderms zerstreut.

Was den Enddarm betrifft, so fehlt dieser einstweilen noch vollständig, worin ich Meisenheimer strikt widersprechen muß, welcher »einen einfachen, soliden Zapfen, der von der Körperwand zum Mitteldarm hinüberzieht« (1902, S. 229), für die Anlage des Enddarmes hält.

Ein solcher, das Hinterende des Mitteldarmes mit der Körperwand verbindender Strang ist bei den Larven von *Nymphon* wohl vorhanden, aber er trägt den Charakter einer mesenchymatösen Brücke und ist den Strängen durchaus homolog, die, wie wir weiter oben gesehen haben, von dem hinteren Paar der Darmdivertikel ausgehen. Die Anlage des Proctodäums entsteht demnach auf einem späteren Stadium, als dem der sechsfüßigen Larve. Eine Bestätigung hierfür haben wir schon bei *Phoxichilus* gesehen; das gleiche kann man auch bezüglich der übrigen von mir untersuchten Pantopodenlarven aussagen. Aus dem hier Gesagten geht hervor, daß Meisenheimer eines der Mesenterien, an denen der Darm suspendiert ist, für das Proctodäum angesehen hat.

In der Leibeshöhle der Larven von *Nymphon* liegen außer Nerven und Muskelzellen auch noch zahlreiche und sehr verschiedenartige andre zellige Elemente zerstreut.

Wir wollen hier vor allem auf die bereits von Meisenheimer für die Larven von *Ammothea* beschriebenen excretorischen Zellen hinweisen. Es sind dies ein Paar großer Zellen, welche unter dem Darm, zu beiden Seiten des oberen Schlundganglions liegen (Textfig. 66). Wie dies auch bei *Ammothea* der Fall ist, sind die excretorischen Zellen dicht mit Vacuolen angefüllt, von denen sich eine oder zwei durch besondere Größe auszeichnen. Die Vacuolen werden durch Neutralrot intensiv ziegelrot gefärbt; aus dieser Erscheinung kann man entnehmen, daß der Inhalt der Vacuolen eine alkalische Reaktion besitzt. Meisenheimer (1902, S. 229) schreibt, daß derartige Zellen auch an andern Stellen des Körpers angetroffen werden können. Ich kann diese Beobachtung weder für *Nymphon*, noch für die Larven von *Ammothea laevis* bestätigen. Im Gegenteil, bei den Larven aller Pantopoden finden sich die excretorischen Zellen nur zu den Seiten des oberen Schlundganglions. Die excretorischen Zellen sind vermittels eines zarten, schwach färbbaren Stranges entweder an der Körperwand,

oder aber an den Muskeln befestigt, welche die Leibeshöhle durchziehen (und zwar an den Musculi extensores interni des ersten Extremitätenpaars). Den Charakter des bindegewebigen Strangs habe ich nicht näher aufklären können. Bei einigen in Drontheim gefangenen Larven fanden sich statt eines, zwei Paare von excretorischen Zellen.

Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, daß die excretorischen Zellen der Larven denjenigen Excretionszellen der erwachsenen Pantopoden homolog sind, welche seinerzeit von KOWALEVSKY (1892) entdeckt wurden. Sie werden ebenfalls am besten mit Hilfe intravitaler Färbung mit Säurefuchsin sichtbar gemacht. Allerdings sind bei erwachsenen Individuen die betreffenden Zellen viel zahlreicher vorhanden, doch kann dies nicht als ein Hindernis für die Vergleichung dienen. Zugunsten einer Homologie der zu vergleichenden Elemente sprechen dagegen 1) das Vorhandensein eines Teiles der fuchsinophilen Zellen seitlich vom oberen Schlundganglion und 2) die große Übereinstimmung der Fig. 13 von KOWALEVSKY mit vielen meiner Zeichnungen, welche excretorische Zellen darstellen.

Eine andre Art von Zellen, welche in der Leibeshöhle angetroffen werden, sind kleine, unregelmäßig gestaltete Elemente mit zahlreichen runden Concretien in ihrem Innern. Sie entsprechen denjenigen Zellen, welche bei *Ammothea*, nach der von MEISENHEIMER ausgesprochenen Ansicht, aus dem dorsalen Abschnitt des Mesoderms entstehen, zeitweilig eine excretorische Funktion übernehmen und späterhin dem Herzen seinen Ursprung geben. Letztere Voraussetzung entspricht der Wirklichkeit nicht, wie wir schon früher gesehen haben. Die erwähnten Zellen senden lange, dünne Fortsätze aus, vermittels deren sie sich nicht selten zu ganzen Gruppen verbinden. Die in ihrem Innern enthaltenen Concretien widerstehen der Einwirkung von Essigsäure, Salzsäure und Osmiumsäure; durch letztere werden sie nicht dunkel gefärbt. Die Zellen mit Concretien liegen über den ganzen Körper zerstreut und werden sogar in der Höhlung der Extremitäten angetroffen. Bei den Larven von *Nymphon* ist ihre Zahl verhältnismäßig gering.

Die Anlage des Herzens, wie auch die Anlagen der Geschlechtsdrüsen fehlen bei der sechsfüßigen Larve. Die weitere Entwicklung der Larven von *Nymphon strömii* habe ich nicht verfolgen können. Nach dem Ausschlüpfen bleiben die Larven auf der Oberfläche des Eierklumpens sitzen und verlassen im Aquarium den Körper ihres Erzeugers nicht. In diesem Zustande können sie zwei Wochen ohne Veränderungen verweilen, worauf sie an Erschöpfung zugrunde gehen. Infolge der

großen Ähnlichkeit dieser Larven mit denjenigen von *Phoxichilus*, neige ich zu der Annahme, daß auch die fernere Entwicklung dieser beiden Formen in gleicher Weise verläuft. Die Ähnlichkeit besteht erstens in der verhältnismäßig gleichen Größe der Spinndorne und der distalen Endglieder der p^2 und p^3, zweitens in dem Fehlen jeglicher Bewaffnung auf dem Schnabel. Meine Annahme wird durch folgenden Umstand bestätigt. Während meines Aufenthalts in Drontheim versuchte ich es Hydroiden mit *Nymphon*-Larven zu infizieren. Versuche mit großen Tiefsee-Tubularia mißlangen; die Larven blieben auf den Eierklumpen sitzen. Erst kurz vor meiner Abreise bemerkte ich einstmals, wie Larven in großer Anzahl sich am Stamm einer *Tubularia* festgeklammert hatten. Es erwies sich, daß sich an dem Stamm die Kolonie eines andern Hydroidpolypen vom *Campanulina*-Typus ausbreitete, mit operculären Zähnchen über der Hydrotheca. Diese Polypen waren es denn auch, durch welche die Larven angelockt worden waren. Eine Larve traf ich sogar bei dem Aussaugen eines Hydranten an, welches ing leicher Weise erfolgte wie bei *Phoxichilus*. Diese Larve (Taf. XVIII, Fig. 2) wies gleichzeitig den Beginn einer weiteren Entwicklung auf. Hinten, zu beiden Seiten des Körpers, begannen sich die Anlagen der p^4 durch zwei Furchen abzugrenzen. Der Darm war durch Nahrung stark angeschwollen und seine vorderen Blindsäcke erstreckten sich bedeutend weiter in die p^1, als dies bei den gewöhnlichen Larven der Fall ist. Die Spinndrüsen, namentlich aber die in ihrem Innern enthaltenen Höhlungen, waren bedeutend kleiner geworden.

Diese vereinzelt gebliebene Beobachtung kann natürlich nicht als genügend angesehen werden, um die Richtigkeit meiner Vermutung voll und ganz zu beweisen, spricht aber stark zu ihren Gunsten

Die Larvenstadien von *Nymphon strömii* leben demnach, entsprechend meiner Annahme, auf Kolonien von Hydroidpolypen und hängen sich an die Hydranten, wie die Larven von *Phoxichilus* dies tun. Sie leben nicht endoparasitisch, gleich den Larven von *Phoxichilidium* und sie durchstechen die Theca der Hydroidpolypen nicht, gleich den Larvenstadien von *Ammothea*. Das Studium der Metamorphose von *N. strömii* ist für mich von ganz besonderem Interesse, weil es uns offenbaren muß, inwiefern es möglich ist, gestützt auf Morphologie der Larve, Schlüsse auf deren Lebensweise zu ziehen.

3. *Pycnogonum litorale* Ström.

Ungeachtet der weiten Verbreitung dieser Art und der Leichtigkeit, mit welcher Beobachtungen über dieselbe angestellt werden können,

ist ihre postembryonale Entwicklung bis jetzt ganz unbekannt geblieben. Beschrieben wurden nur zwei Stadien dieser Entwicklung: das Anfangsstadium, d. h. die sechsfüßige Larve und das Endstadium, wo das Tier schon das Aussehen eines erwachsenen Pycnogoniden besitzt und sich nur durch die noch nicht erfolgte Ausbildung des letzten Beinpaares unterscheidet (Meinert. 1899, Taf I, Fig 4). Dieses Fehlen aller diesbezüglichen Kenntnisse war, wie man erwarten konnte, durch die sehr versteckte Lebensweise der Larven von *Pycnogonum* hervorgerufen, welche die Beobachtung außerordentlich erschwert.

Während meines Aufenthalts in Cullercoats bei Newcastle glückte es mir, den ganzen Verlauf der Entwicklung der betreffenden Art aufzuklären. Die erwachsenen Tiere kommen hier in ziemlich großer Anzahl in der Gezeitenzone vor; sie kriechen auf der unteren Fläche großer flacher Steine umher, welche an vielen Stellen das ganze Ufer bedecken Die Unterseite dieser Steine bietet einer reichen Fauna der verschiedensten Tiere Unterschlupf; man trifft hier Spongien, Ascidien, ferner auch Hydroiden und Actinien. Nach Analogie mit den übrigen Pantopoden, wie auch mit den erwachsenen Pycnogonen, welche an Actinien saugen, nahm ich a priori an, daß auch die *Pycnogonum*-Larven sich auf Kosten irgendwelcher sessiler Cölenteraten ernähren müßten, d. h. entweder auf Kosten von Actinien, oder aber auf Kosten von Hydroidpolypen.

Um das Material mit größerer Bequemlichkeit studieren zu können, sammelte ich die Steine in einem Eimer mit Wasser und brachte sie mit allen ihren Bewohnern nach Hause in das Laboratorium.

Bei der Durchmusterung solcher Steine fiel mir vor allem ein gewisser Zusammenhang auf, welcher zwischen den erwachsenen Pycnogonen und den Actinien bestehen mußte. Die Pycnogonen werden sehr häufig unten am Fuß der Actinie sitzend angetroffen, so daß die Actinie bisweilen von einer ganzen Rosette von *Pycnogonum*-Individuen umgeben ist, welche sich in ihrem Umkreis angesiedelt haben. Diese Erscheinung war schon längst durch G. O. Sars (1891) vermerkt worden, welcher sie indessen nicht weiter erklärt hat. Erst im Jahre 1910 stellte Prell definitiv fest, daß die Pycnogonen sich auf Kosten der Actinien ernähren, indem sie dieselben vermittels ihres Schnabels aussaugen. Ich kann die Beobachtung von Prell vollauf bestätigen und durch eigne Beobachtungen ergänzen. Die Actinien werden von den Pycnogonen bisweilen restlos aufgezehrt: so habe ich mehrfach an Stelle einer kleinen Actinie nur noch ein unbedeutendes rosa gefärbtes Klümpchen

vorgefunden, welches von zwei bis drei *Pycnogonum*-Individuen umringt war. Bei der Eröffnung des Darmes solcher Pycnogonen konnte man in demselben leicht eine ungeheure Menge von dem Tier verschluckter Nesselkapseln der Actinie entdecken, welche der Wirkung des Magensafts am längsten Widerstand geleistet hatten.

Anfangs vermutete ich, daß auch die jüngeren Entwicklungsstadien von *Pycnogonum* auf Actinien oder in deren Innern lebten. Es stellte sich jedoch heraus, daß an der Sohle der Actinie zwar Pycnogonen der verschiedensten Größe beobachtet werden können, daß dieselben aber stets vollständig ausgebildet sind und über die definitive Zahl von Extremitäten verfügen.

Was nun die frühen Stadien der postembryonalen Entwicklung betrifft, so bringt *Pycnogonum litorale* die ganze Periode seiner Metamorphose damit zu, daß es sich auf Kosten der Hydroidpolypen *Clava multicornis* Forskal ernährt. Die *Clava*-Kolonien besitzen sich auf der Oberfläche von Steinen ausbreitende Stolonen, von denen sich in gewissen Zwischenräumen einzelne Hydranten nach oben erheben. Sowohl der Stolo, wie auch die Basis der Hydranten sind mit einer dichten Schicht des Schlamms bedeckt, welcher die ganze untere Oberfläche der am Ufer liegenden Steine einhüllt. Die Beziehungen der *Pycnogonum*-Larven zu dem Hydroidpolypen sind im allgemeinen die gleichen, wie diejenigen der erwachsenen Tiere zu den Actinien: sie klammern sich an seiner Basis an den Hydranten an, bohren ihren Schnabel in denselben und ernähren sich auf Kosten des Hydroidpolypenkörpers.

Wir wollen nunmehr zu der Beschreibung des ganzen Entwicklungsganges übergehen.

Das erste Stadium der postembryonalen Entwicklung bildet, wie bei den meisten Pantopoden, die sechsfüßige Larve (Textfig. 68). Ich beabsichtige nicht eine ausführliche Beschreibung des inneren Baues dieser letzteren zu geben, indem ich sonst den größten Teil dessen wiederholen müßte, was über die Larven von *Nymphon* gesagt worden ist. Das Muskelsystem, der Darm (Textfig. 68) und die Drüsen der Extremitäten, darunter auch die Spinndrüsen (Taf. XVII, Fig. 4) weisen den gleichen Charakter auf, wie bei *N. strömii*. Auch die Scherendrüsen sind vorhanden, wenn auch schwächer entwickelt, als bei der soeben erwähnten Form. Das Nervensystem erinnert an dasjenige der Larven von *Nymphon* bis in die geringsten Einzelheiten.

In der Anordnung der Hautdrüsen dagegen ist ein gewisser Unterschied zu bemerken, woher man schon auf Grund dieses Merkmals

allein die Larven voneinander unterscheiden kann. Die Larven von *Pycnogonum* besitzen viel weniger solcher Drüsen. An der Ventralseite des Körpers befinden sich nur drei Paare von Drüsen, welche in den ersten Gliedern aller Extremitäten liegen (Textfig. 68). Auf der Dorsalseite befinden sich fünf Paare Drüsen (die eine in dem Basalglied der p^1, die übrigen am Körper selbst der Larve, Außerdem ist noch eine unpaare Drüse vorhanden, welche annähernd in der Mitte der dorsalen Körperoberfläche liegt.



Textfig. 68.
Pycnogonum. Sechsfüßige Larve von der Bauchseite gesehen; drei Paar Hautdrüsen sind angedeutet. Oc. 4; Object. 8 mm.

Die charakteristischsten Merkmale der sechsfüßigen Larve bestehen indessen in dem Bau ihrer vorderen Extremitäten und ihres Schnabels. Der Schnabel ist bedeutend dünner als derjenige von *Nymphon* und, was die Hauptsache ist, an seinem Ende zugespitzt und nicht abgeschnitten wie bei der soeben beschriebenen Art. Außerdem bildet die Cuticula an den Wandungen der Mundhöhle drei Verdickungen in Gestalt von Längswülsten oder -kämmen. Diese Cristen sind stark lichtbrechend und bei der Betrachtung der Larven intra vitam leicht zu bemerken. An diese cuticulären Wülste der Mundhöhle treten die distalen Fortsätze der sensiblen Nervenzellen des Schnabels heran.

Die Scheren der p^1 sind dadurch ausgezeichnet (Textfig. 68), daß außer einigen Zähnchen auf der Schneide beider Äste auch noch auf der Außenfläche dieser letzteren je ein kurzer Zahn oder Dorn sitzt. Dieser Zahn ist nur der sechsfüßigen Larve eigentümlich, indem er nach der ersten Häutung schon verschwindet. Besonders bemerkenswert ist bei dem ersten Extremitätenpaar die große Länge der Spinndornen (Textfig. 68), welche bedeutend länger sind, als der Körper der Larve selbst. Das zweite und das dritte Beinpaar besitzen annähernd die gleiche Gestalt wie bei *Nymphon*. Als letztes unterscheidendes Merkmal für die Larven von *Pycnogonum* kann die starke Entwicklung zahlreicher kurzer und zarter Härchen bei ihnen dienen, welche auf der Innenseite des Endgliedes der p^2 und p^3 sitzen, wie auch auf der gesamten Oberfläche der Dornen des Basalgliedes dieser Extremitäten und der Spinndornen der p^1. Diese zum Teil schon von DOHRN (1869) bemerkten Härchen bedecken die genannten Körperfortsätze gleichsam wie mit einem schwachen Flaum.

Nachdem die sechsfüßigen Larven aus dem Ei ausgeschlüpft sind, bleiben sie auf der Oberfläche des Eierpolsters der Männchen von *Pycnogonum* sitzen. Bei dem Herumkriechen dieser letzteren auf der mit *Clava*-Kolonien bewachsenen Unterseite von Steinen, kann das Eierpolster leicht die von ihrem Substrat senkrecht aufsteigenden Hydranten streifen, ein Umstand, der den Übergang der Larven auf ihr zukünftiges Opfer wesentlich erleichtert. Das Bild des Überganges selbst stelle ich mir ungefähr in der gleichen Weise vor, wie KOLTZOFF (1905, S. 137) das Ankleben der Spermatozoen von *Galathea* an den Eiern abbildet. In beiden Fällen spielen lange Fortsätze des Körpers die Hauptrolle (die Spinndornen bei den *Pycnogonum*-Larven, die drei Fortsätze des Acrosoma der Spermatozoen bei *Galathea*).

Da die Hydranten von *Clava* nur mit den zwei oberen Dritteln des Körpers über den die Steine bedeckenden Schlamm hervorragen, so heften sich die Larven denn auch an diesem freien Teil ihres Körpers fest. Ich selbst habe einige Male Larven beobachtet, welche sich soeben angeklammert hatten und unmittelbar unterhalb des Kopfes des Hydranten saßen. Hier bleibt die Larve indessen nicht sitzen, sondern sie kriecht nach unten, bis zu der Basis des Hydranten, wo sie den an der Steinoberfläche sich ausbreitenden Stolon erreicht. Nachdem sie diesen letzteren erreicht hat, bleibt sie stehen, krallt sich mit ihren Scheren in die Basis des Hydranten fest und beginnt ihre erste Häutung.

In dieser Lage sind die Larven ganz von dem Schlamm verdeckt,

welcher die Basis des Polypen umgibt, und können nur mit großer Schwierigkeit aufgefunden werden. Durch diesen Umstand eben läßt es sich auch erklären, warum die Metamorphose von *Pycnogonum* bis jetzt noch nicht aufgeklärt worden ist.

Die Beendigung des Häutungsprozesses versetzt die Larve in das Stadium II, welches auf der Textfig. 69 dargestellt ist. Dieses Stadium unterscheidet sich in vielen Beziehungen wesentlich von dem vorhergehenden, und zwar durch den Verlust einiger provisorischer Organe und durch die Erwerbung andrer, wiederum temporärer Organe. Vor allem fällt es auf, daß die Larve des zweiten Stadiums ihrem allgemeinen Habitus nach den sechsfüßigen Larven der meisten Pantopoden (so z. B. von *Phoxichilus*, *Nymphon*, *Ammothea*) viel ähnlicher ist, als die Larve vor der ersten Häutung. Dies steht im Zusammenhang mit dem Verschwinden 1) der zarten Härchen, welche die Enden der p^2 und p^3 wie auch die Dornen aller Extremitäten bedeckten; 2) der Zähnchen auf der äußeren Scherenseite und häuptsächlich 3) mit der starken Reduktion der Spinndorne, welche jetzt um das sechsfache kürzer geworden sind und nicht mehr über die Scheren enden vorragen. Alle diese verschwundenen Merkmale sind als provisorische, für das früheste Larvenalter charakteristische Bildungen anzusehen.



Textfig. 69.
Pycnogonum. Stadium II. Oc. 4; Object. 8 mm.

Im Gegensatz zu den Spinndrüsen hat der Schnabel der Larve bedeutend an Länge zugenommen; vor allem hat sich seine distale Hälfte in die Länge gestreckt und nach der Bauchseite hin gekrümmt (Textfig. 69). Auf Schnitten (Taf. XVII, Fig. 12) kann man erkennen, daß sich weder die Hypodermis noch die Muskeln in den Endabschnitt des Schnabels fortsetzen. Seine Wandung wird auf diesem Abschnitt nur durch eine doppelte Schicht der Cuticula gebildet, d. h. sie besteht aus einer Fortsetzung der Cuticula, welche den ganzen Körper bekleidet und aus deren Umbiegung nach innen, welche den vorderen Teil des Darmes umhüllt. Dieser Bau des Schnabels ist sehr eigenartig; wir können weder bei den Larven noch bei den erwachsenen paläarktischen Pantopoden etwas ähnliches antreffen. Einen analogen, aber noch stärker entwickelten Schnabel finde ich nur bei einer südlichen Form, und zwar bei *Pipetta weberi* Lom., welche von Loman aus den

Gewässern der Sunda-Inseln beschrieben wurde (1901). Diese Veränderung im Bau des Schnabels findet ihre Erklärung zweifellos in der Art und Weise der Ernährung der Larven. Zum Unterschied von den *Phoxichilus*-Larven gelangen sie nicht auf die weichen Teile der Hydranthen, sondern auf die durch eine ziemlich dicke und feste Hülle geschützte Basis dieser letzteren. Das dünne Chitinrohr, in welches sich das Schnabelende verwandelt, dient denn auch zum Durchbohren der genannten Hülle. Das röhrenförmige, oft chitinisierte Schnabelende geht bei dem erwachsenen Tier wieder verloren. Wir müssen demnach auch diesen Teil des Rüssels als eine provisorische Anpassung ansehen, welche der Periode des Lebens der Larve auf *Clava* genau entspricht.

Im übrigen unterscheidet sich die Organisation der Larven des zweiten Stadiums nur wenig von der des ersten Stadiums. Die Spinndrüsen bleiben erhalten und funktionieren weiter, indem sie Spinnfäden aus den Öffnungen der Spinndornen austreten lassen. Nur die letzten Glieder der p^2 und p^3, wie auch die Dornen auf den Basalgliedern dieser Extremitäten, sind etwas kürzer geworden.



Textfig. 70.
Pycnogonum. Stadium III. Oc. 4; Object. 8 mm.

Stadium III. Bezüglich dieses Stadiums (Textfig. 70) kann ich nicht mit Bestimmtheit aussagen, ob dasselbe die unmittelbare Fortsetzung des vorhergehenden Stadiums darstellt, oder ob es durch eine Häutung von demselben getrennt ist. Zugunsten dieser letzteren Annahme spricht der Umstand, daß die p^2 und p^3 der Larven des dritten Stadiums etwas kleiner geworden zu sein scheinen; eine Verkleinerung aber konnte nicht ohne vorhergehende Häutung erfolgt sein. Von diesem Stadium angefangen beginnt ein verstärktes Wachstum der hinteren Körperhälfte und die Ausbildung der noch fehlenden Extremitäten. Der Körper der Larve weist noch eine ovale Gestalt auf, aber unter der Cuticula kann man zu beiden Seiten der hinteren Körperhälfte bereits die Anlagen der p^4 bemerken. Es tritt allmählich eines der unterscheidenden Merkmale der Gattung *Pycnogonum* hervor —

die mächtige Entwicklung der Cuticula. Die Dicke der Cuticula nimmt auf den nachfolgenden Stadien noch mehr zu, so daß die innere Organisation für das Studium intra vitam schwer zugänglich gemacht wird.

Die Cuticula der Larve bildet zahllose kleine Fältchen, welche namentlich vor der Häutung besonders stark ausgebildet sind. Es ist von Interesse, daß sich die Fältchen gerade auf der alten Cuticula befinden, obgleich es natürlicher erscheinen würde, wenn letztere über dem unter ihr heranwachsenden Tiere straff angespannt wäre.

Der Darm der Larve nimmt eine rosa-orangerote Färbung an, welche das Ergebnis des Aussaugens der Hydranten von *Clava* ist, indem dieselben die gleiche Färbung aufweisen; den gleichen Farbenton behalten die Larven auch auf den darauf folgenden Stadien bei.



Textfig. 71.

Pycnogonum. Stadium IV. Man sieht eine Andeutung der Anordnung der Hautdrüsen. Oc. 4; Object. 8 mm.

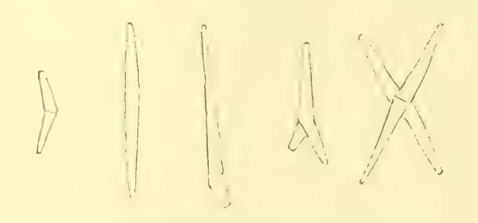
Das Stadium IV. (Textfig. 71 u. 72) tritt nach der zweiten (dritten?) Häutung der Larve ein. Die Larve nimmt nunmehr, namentlich gegen das Ende dieses Stadiums, eine außerordentlich plumpe Gestalt an, durch welche sie sich mit Leichtigkeit von den entsprechenden Stadien der übrigen Pantopoden unterscheiden läßt. Während die Breite der Larve sich verhältnismäßig nur wenig verändert, nimmt ihre Dicke (der Durchmesser in dorso-ventraler Richtung) bedeutend zu. Namentlich schwillt die vordere Hälfte des Rückens der Larve stark an, welche blasenförmig aufgetrieben erscheint. Infolge dieses Anschwellens der Larven werden die p^2 und p^3 bei der Betrachtung des Objekts von oben, ganz unsichtbar. Der vordere Teil der Rückenblase wölbt sich auch über das vordere Extremitätenpaar; in Abhängigkeit hiervon verändert letzteres seine Lage und ist von diesem Stadium angefangen nicht mehr gerade nach vorn gestreckt, wie bei der sechsfüßigen Larve, sondern stark nach unten geneigt. Auf dem vorderen Teil der dorsalen Anschwellung liegt ein Augenpaar. Auf dem Körper der Larve ist eine schwache Einschnürung angedeutet (Textfig. 72), welche denselben in eine vordere Hälfte mit den ersten drei Beinpaaren und eine hintere, breitere Hälfte mit den Anlagen der p^4 und p^5 ein-

teilt. Das hintere Körperende der Larve bildet drei konische Vorsprünge, einen mittleren und zwei seitliche (Textfig. 72). Der mittlere derselben repräsentiert die Gesamtheit des zukünftigen Hinterleibs und der letzten zwei Extremitätenpaare. Die seitlichen Vorsprünge entsprechen den Extremitäten des vierten Paares. Zwischen ihnen und dem mittleren Vorsprung liegen die noch kaum differenzierten Anlagen der p^5. Was die p^4 betrifft, so sind unter der die seitlichen Vorsprünge umhüllenden Cuticula schon in bedeutendem Maße ausgebildete Extremitäten zu sehen, welche lang sind und an ihrem Ende mit einer Kralle versehen sind. Diese unter der alten Cuticula doppelt zusammengelegten Krallen breiten sich erst nach einer neuen Häutung aus, welche uns das nächstfolgende Stadium ergibt.



Textfig. 72.

Pycnogonum. Stadium IV. Oc. 4; Object. 8 mm.



Textfig. 73.

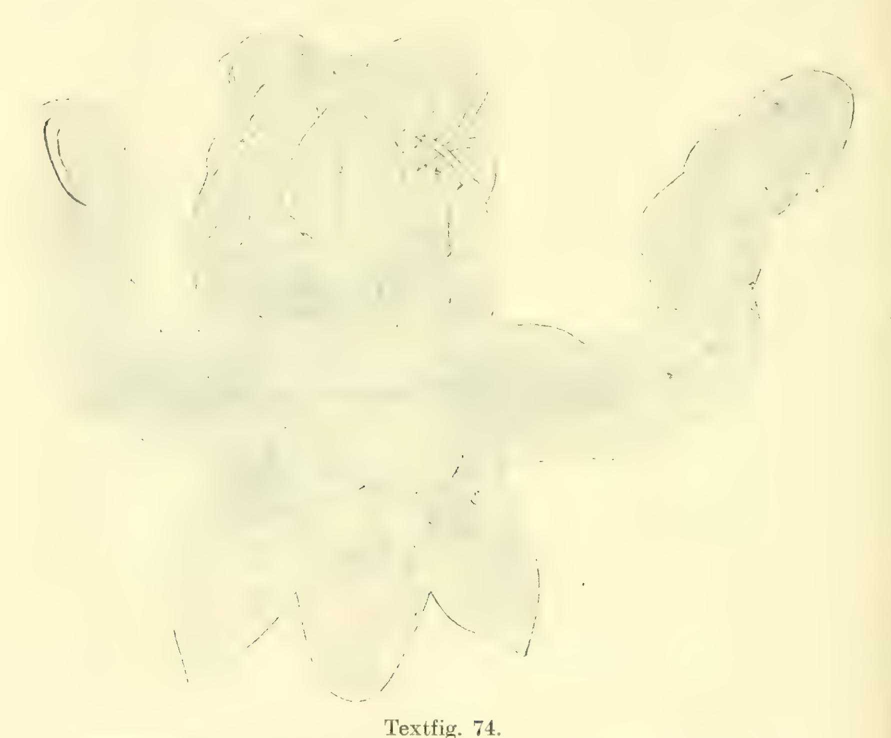
Pycnogonum. Kristalle aus Zellen der Leibeshöhlenflüssigkeit.

Stadium V (Textfig. 74 u. 75). Wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, stellen die p^4 bei diesem Stadium nunmehr bereits gegliederte funktionierende Extremitäten dar, während die p^5 ebensolche kegelförmige Vorsprünge bildet, wie wir sie früher an Stelle der p^4 gesehen haben. Das zweite und das dritte Extremitätenpaar nehmen an Größe ab. Die ihnen entsprechenden Ganglien verschmelzen mit dem Ganglion des vierten Beinpaares zu einem Ganzen. Außerdem ist das

Ganglion des fünften Extremitätenpaares gut entwickelt und sind die Anlagen des darauffolgenden Ganglions angedeutet. Der Darm entsendet paarige Fortsätze in die p^4 und p^5.

Im Gegensatz zu den Larven von *Phoxichilus* sind diese Fortsätze nur sehr kurz.

Ein sehr eigenartiges Aussehen bietet die Larve von der Dorsalseite aus gesehen (Textfig. 75), infolge des Umstandes, daß ihre dorsale

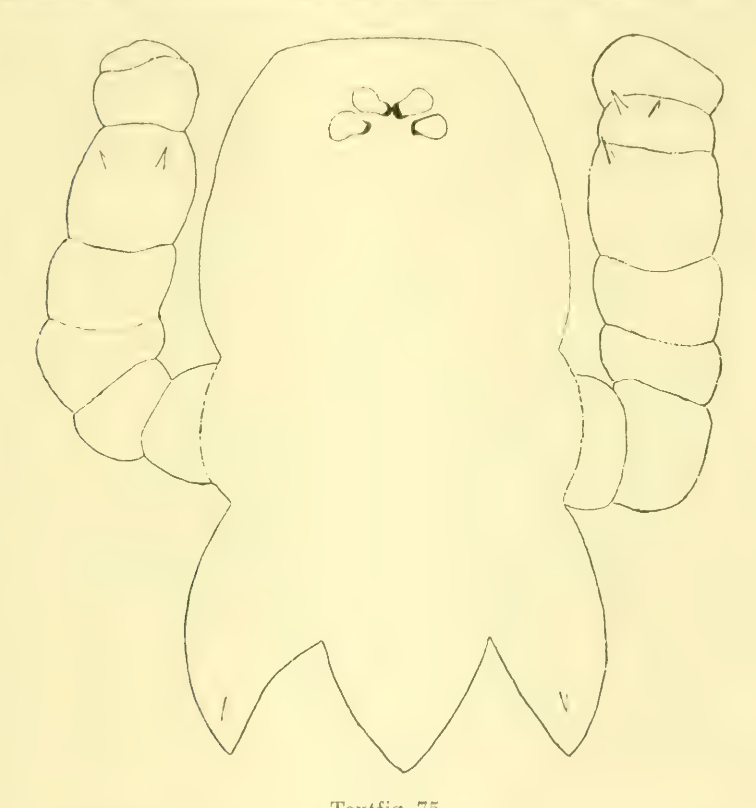


Textfig. 74.
Pycnogonum. Stadium V. Ansicht von der Ventralseite. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Anschwellung noch stärker aufgeblasen ist, als bei den Larven des vierten Stadiums und bei normaler Lage der Larven die p^1 vollständig verdeckt. Nur wenn man das Tier unter dem Deckgläschen etwas quetscht, strecken sich die vorderen Extremitäten gerade aus und ragen zur Hälfte unter der dorsalen Anschwellung hervor. Zu beiden Seiten des Körpers strecken sich die Gliedmaßen des vierten Paares hervor, welche mit ihren Enden stets nach vorn gerichtet sind, d. h. dieselbe Lage besitzen, wie bei dem erwachsenen Tier. Auf diesen Extremitäten sitzen hier und dar Dörnchen; ein Paar solcher Dörn-

chen befindet sich auch auf den Anlagen der p^5. Hinter dem ersten Augenpaar wird auf diesem Stadium ein zweites Paar angelegt, welches anfangs viel schwächer pigmentiert ist, als das erste Paar.

Unterhalb der Hypodermis fallen im Innern der runden, in der Leibeshöhle liegenden Zellen, zahlreiche stäbchenförmige Kristalle auf. Dieselben sind auch schon bei früheren Stadien vorhanden (vom zweiten angefangen), jedoch in viel geringerer Anzahl. Die Gestalt dieser Kri-



Textfig. 75.

Pycnogonum. Stadium V. Ansicht von der Dorsalseite. Oc. 4; Object. 8 mm.

stalle ist auf der Textfig. 73 wiedergegeben. Sie sind durchsichtig, farblos und bilden nicht selten kleine Drusen. Bezüglich der chemischen Eigenschaften dieser Kristalle besitze ich Aufzeichnungen, wonach dieselben in starker Essigsäure unlöslich, in starker Schwefelsäure und in 10%iger Ätzkalilösung dagegen löslich sind.

Nach diesem Stadium beginnt die Larve in bezug auf ihre Gestalt sich allmählich dem erwachsenen *Pycnogonum* zu nähern.

Das Stadium VI (Textfig. 76) ist vor allem durch die Gliederung des fünften Extremitätenpaares ausgezeichnet. Hinter diesem entstehen die p^6 in Gestalt zweier Fortsätze mit einem Paar kleiner Dornen auf ihrer Dorsalseite. Bei einigen Larven sind unter der Cuticula dieser Fortsätze die bereits ausgebildeten Extremitäten des sechsten Paares zu bemerken. Längs der Medianlinie des Rückens tritt eine Reihe von Höckern auf, welche ihrer Lage nach den Höckern des erwachsenen Tieres entsprechen. An dem Hinterende des Körpers ist



Textfig. 76.
Pycnogonum. Stadium VI. Oc. 4; Object. REICHERT Nr. 3.

der After deutlich zu bemerken. Das hintere Augenpaar hat an Größe zugenommen und ist schwarz geworden. Im übrigen ist die Organisation der Larve im Beginn des sechsten Stadiums die gleiche wie früher. Die Spinndrüsen sind noch zu bemerken; ob dieselben aber noch fortfahren Spinnfäden auszuscheiden, wage ich nicht zu entscheiden. Dieses Stadium ist von dem fünften durch einen Häutungsprozeß geschieden; die nächste Häutung hat eine radikale Veränderung der Larve zur Folge.

Diese Veränderung besteht darin, daß man vor der Häutung

(Textfig. 77) beobachten kann, wie der Inhalt der vorderen drei Extremitätenpaare sich von der Cuticula ablöst und sich allmählich in das Innere des Körpers des Tieres zurückzieht, und nur die leeren Chitinhüllen hinter sich zurückläßt. Auf Schnitten (Taf. XVII, Fig. 14) stellt es sich heraus, daß im Innern dieser Chitinhüllen nur die Chitinröhrchen zurückbleiben, welche die Spinnkanäle auskleiden,



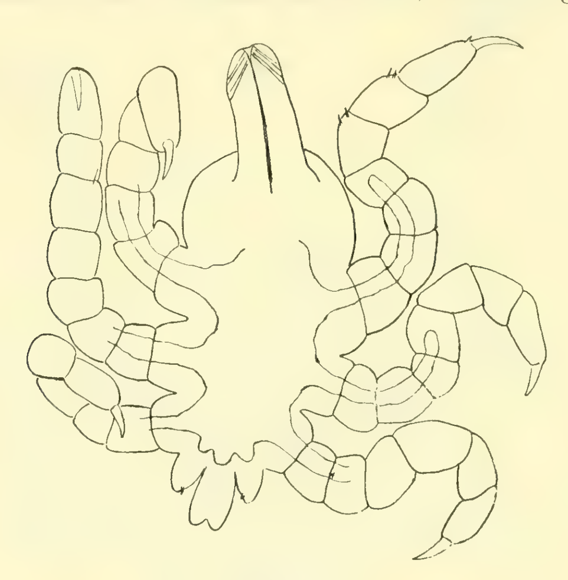
Textfig. 77.

Pycnogonum. Stadium VI (vor dem Übergang auf das nächste Stadium). Von den p^1, p^2 u. p^3 sind nur die leeren Hüllen übrig geblieben. Oc. 4; Object. REICHERT Nr. 3.

sowie die Sehnen der Muskeln des ersten Extremitätenpaares. In dem sich in das Innere des Rumpfes zurückziehenden Inhalt der p^1 (Taf. XVII, Fig. 15) fällt die völlige Abwesenheit von Muskelelementen auf. Letztere sind augenscheinlich einer vollständigen Histolyse anheimgefallen. Vielleicht sind es gerade die Muskeln, auf deren Kosten die zahlreichen runden Zellen entstehen, welche sich in großer Anzahl in der Leibeshöhle sich häutender Larven vorfinden, wo sie an der Basis der drei

vorderen Extremitätenpaare angetroffen werden. Es sind dies große Zellen mit unregelmäßig gestaltetem eckigem Kern und sich gleichmäßig färbendem, homogenem Protoplasma. Außer diesen Zellen befinden sich in der Höhle der sich zurückziehenden p^1 einige amöboide Zellen und Gebilde, welche man wohl am richtigsten als Überreste der Spinndrüsen ansehen wird. In der Hypodermis der sich einziehenden Extremitäten liegen zahlreiche Vacuolen zerstreut.

Wie man dies leicht voraussetzen konnte, führt das gleichzeitige



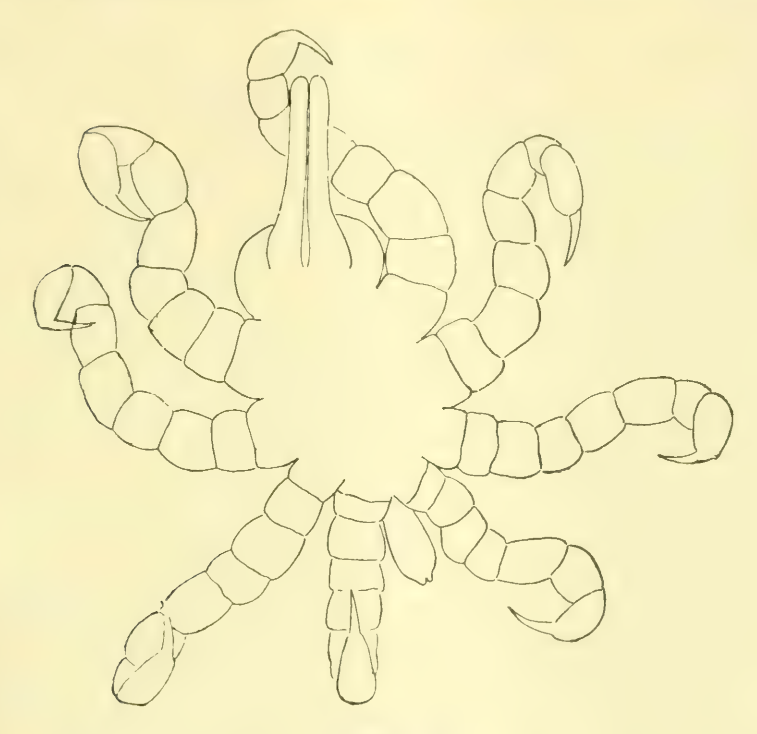
Textfig. 78.

Pycnogonum. Stadium VII. Das letzte Beinpaar liegt in Gestalt kleiner Vorsprünge an den Seiten des Hinterleibes.

Verschwinden so vieler Beinpaare zu einer starken Veränderung des Aussehens der Larve. In der Tat hat das Tier auf dem

Stadium VII (Textfig. 78) schon das Aussehen eines typischen jungen *Pycnogonum*, mit Ausnahme des noch nicht zur Ausbildung gelangten letzten Beinpaares. Von den vorderen drei Beinpaaren bleibt nicht die geringste Spur bestehen; das Rostrum entbehrt eines schnabelförmig nach unten gekrümmten Chitinfortsatzes. Der Hinterleib besitzt anfangs auch auf diesem Stadium eine kegelförmige Gestalt, nimmt aber später, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, seine definitive Gestalt an, indem er nach seinem Ende zu breiter wird. Das vierte und das fünfte Beinpaar besitzen je sieben Glieder, das sechste dagegen nur sechs.

Ein solches Stadium war auch schon den früheren Autoren bekannt, so z. B. MEINERT. Es ist von Interesse, daß ich auf das siebente Stadium als auf den Zeitpunkt hinweisen kann, wo das *Pycnogonum* von den Hydroidpolypen auf die Actinien übergeht. Es ist dies daraus zu ersehen, daß die einen Exemplare dieses Stadiums von mir an der Basis der Hydroidpolypen angetroffen wurden, andre dagegen bereits an der Sohle der Actinien.



Textfig. 79.
Pycnogonum. Junges Tier am Ende der Metamorphose.

Es tritt nunmehr noch eine weitere Häutung ein und das Tier, welches das letzte Paar von Gangbeinen erworben hat, beendet hiermit seine Metamorphose (Textfig. 79).

Wir wollen nunmehr einen umfassenden Blick auf die postembryonale Entwicklung von *Pycnogonum* werfen. Dieselbe zeichnet sich zweifellos durch viele durchaus eigenartige Züge vor derjenigen der übrigen Pantopoden aus. Vom rein biologischen Gesichtspunkt ausgehend verdient die Verschiedenheit in der Art der Nahrung bei den Larven und den erwachsenen Exemplaren von *Pycnogonum* hervor-

gehoben zu werden. Die erwachsenen Tiere ernähren sich, wie bereits bemerkt wurde, durch Aussaugen von Actinien, während die Larven ausschließlich auf Hydroidpolypen angetroffen werden. Auf Grund dieses Merkmals wird man die Vertreter der Gattung *Pycnogonum* bis zu einem gewissen Grade mit Parasiten vergleichen können, welche einen Wirtswechsel aufweisen. Wir haben es hier, wenn man sich so ausdrücken darf, mit definitiven und mit Zwischenwirtstieren von *Pycnogonum* zu tun. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt ein solcher Wirtswechsel auch bei derjenigen Pantopodenart vor, welche nach der Beschreibung von Merton (1906) im Larvenzustande auf *Tethys leporina* parasitiert; es ist leider unaufgeklärt geblieben, welcher Art die von Merton aufgefundenen Larven angehören.

Wodurch wird nun bei *Pycnogonum* der Übergang der Larven auf ein andres Wirtstier hervorgerufen? Dieser Übergang läßt sich sehr wohl dadurch erklären, daß die Larven zu zart sind, um sich auf Kosten von Actinien ernähren zu können. Die Actinien besitzen die Fähigkeit sich wenn auch nur langsam zu bewegen; bei ihrem Herumkriechen von einer Stelle zur andern müßte die Sohle der Actinie unbedingt die jungen *Pycnogonum*-Larven quetschen oder gar zerdrücken. Durch die Ernährung auf Kosten der unbeweglichen Hydroidpolypen wird diese Gefahr völlig ausgeschlossen.

Eine sehr wichtige Eigentümlichkeit in der Entwicklung bildet der wiederholte Wechsel der provisorischen Organe.

Bei den *Pycnogonum*-Larven finden wir zwei Serien von provisorischen Organen. Die erste dieser Serien besteht, wie bereits bemerkt wurde, aus außerordentlich langen Spinndornen, dünnen Härchen auf den p^2 und p^3 und aus einem Paar von Zähnchen an der Außenseite beider Scherenäste. Diese Organe spielen eine bestimmte Rolle bei der Befestigung der Larve an dem Hydroidpolypen und verschwinden bei dem Übergang der Larve auf das zweite Entwicklungsstadium. Die zweite Serie rein larvaler Organe wird durch das nach unten gekrümmte rein chitinöse Schnabelende sowie durch die Spinndrüsen repräsentiert. Indem diese Organe zum Ankleben an den Hydroidpolypen sowie zum Durchbohren seiner Hülle dienen, verschwinden sie bei dem siebenten Stadium, welches *Clava* verläßt. Die ersten drei Extremitätenpaare sehe ich nicht als provisorische Organe an: obgleich dieselben im gegebenen Falle auch bei der Larve verschwinden, so charakterisieren diese Organe doch überhaupt bei den Pantopoden sehr häufig auch das erwachsene Tier.

Endlich kann auch die außergewöhnlich plumpe äußere Gestalt

der Larven auf dem vierten und fünften Stadium als ein charakteristisches Merkmal für die Gattung *Pycnogonum* dienen. Eine wenn auch nur schwache Ähnlichkeit mit den *Pycnogonum*-Larven zeigen die auf *Tethys* (Merton, 1906) parasitierenden Larven; eine gewisse Ähnlichkeit ist auch auf verschiedenen Stadien der Metamorphose von *Achelia laevis* zu bemerken, wie wir dies sofort sehen werden. Ich muß indessen wiederholen, daß diese Ähnlichkeit eine nur sehr schwach ausgesprochene ist.

4. *Ammothea laevis* Hodge.

Die Metamorphose von *Ammothea laevis* ist zum Teil schon von Dohrn (1869) bearbeitet worden, welcher dazu noch auf der gleichen Station, und zwar in Millport gearbeitet hat, wo später auch ich meine Studien anstellte. Außerdem erinnert die Verwandlung von *Tanystylum orbiculare*, deren allgemeiner Verlauf von Morgan (1891) ziemlich gut festgestellt worden ist, außerordentlich an diejenige von *Achelia*. Endlich sehen sich die sechsfüßigen Larven von *Ammothea echinata* und *Achelia levis* außerordentlich ähnlich, so daß man sich, wie man annehmen könnte, mit der Beschreibung der *Ammothea*-Larven durch Meisenheimer begnügen könnte. Wenn ich mich trotzdem dazu entschließe den Verlauf der Metamorphose kurz zu schildern, so geschieht dies aus folgenden Gründen: erstens weil einige Beobachtungen über die Anatomie und namentlich über die Biologie der Larven noch nicht bekannt waren, und zweitens, weil die mit dem Stadium der sechsfüßigen Larve abschließende Arbeit von Meisenheimer unwillkürlich eine Fortsetzung derselben nötig erscheinen läßt. Letztere erhalten wir wenn auch nicht durch *Ammothea echinata* selbst, so doch wenigstens durch eine ihr nahestehende Form.

Die Vertreter von *Ammothea* finden sich mit vielen andern Pantopoden an der Unterseite der mit Hydroidpolypen bewachsenen Steine, welche massenweise unterhalb der abschüssigen Küste in der Ebbezone liegen. Die erwachsenen Individuen sitzen flach auf den Steinen ausgebreitet; was dagegen die Larven betrifft, so verläuft deren ganze Entwicklung auf Kolonien von *Obelia*.

Stadium I. Die sechsfüßigen Larven von *Ammothea laevis* (Taf. XX, Fig. 3) sind schon von Dohrn recht gut beschrieben worden. Nachstehend gebe ich einige Einzelheiten ihrer Organisation, welche von Dohrn übersehen und auch von Meisenheimer für *Ammothea echinata* nicht angegeben worden sind. Erstens besitzen die Larven bereits ein ziemlich kompliziertes System von Hautdrüsen, welche genau

den gleichen Bau aufweisen, wie bei den früher beschriebenen Formen. Die Zahl dieser Drüsen beträgt auf der Dorsalseite des Tieres vier Paare: das eine Paar befindet sich auf den Basalgliedern der p^1, ein andres zu beiden Seiten der Augen, während die übrigen zwei Paare unweit von dem hinteren Körperende liegen. An der Ventralseite befinden sich sieben Drüsenpaare und zwar in folgender Anordnung: sechs Paare liegen auf dem ersten und zweiten Glied der Extremitäten, das siebente dagegen am Hinterende des Körpers.

Ferner findet sich im Innern des ersten Extremitätenpaares eine große Anhäufung von Drüsenzellen, welche ein Paar Ausführgänge nach den Enden beider Scherenglieder entsendet. Meisenheimer hat diese Drüsenmasse bei *Ammothea echinata* wohl gesehen (1902, Taf. XIV, Fig. 13—15), vermutete aber, dieselbe beziehe sich ausschließlich auf den beweglichen Scherenast. Indessen kann man es nunmehr auf Grund meiner Beobachtungen für eine Regel ansehen, daß bei allen Pantopoden die Ausführgänge der Scherendrüsen an beiden Scherengliedern nach außen münden.

In dem Schnabel der Larven von *Ammothea* bildet Meisenheimer eine kleine Gruppe von Zellen ab und hält letztere entweder für drüsige oder aber für gangliöse Zellen. In Wirklichkeit befindet sich in jedem Antimer des Schnabels, und zwar unabhängig voneinander, ein Schnabelganglion und eine Schnabeldrüse, welch letztere näher zur Basis des Schnabels liegt, als das Ganglion; der Ausführgang der Drüse mündet gewöhnlich am äußersten Ende des Schnabels, am Mundrande, nach außen.

Endlich ist unter den Anlagen der Bauchganglien, welche den p^4 entsprechen, ein Paar von Ventralorganen deutlich zu bemerken. Unter einem jeden dieser Ventralorgane befindet sich auf der Cuticula ein ziemlich tiefer Eindruck.

Der eigenartige, schon von Dohrn hervorgehobene Bau des Schnabels der *Ammothea*-Larven, besteht darin, daß aus der Mundöffnung eine von dem oberen Antimer ausgehende dreieckige Spitze hervorragt, welche ihrer Gestalt nach an die Spitze eines Pfeils erinnert (Taf. XX, Fig. 6). Dohrn (1869, S. 142) beschreibt das Schnabelende in folgender Weise: »Die Mundöffnung ist umgeben von einer kragenartigen Chitinleiste. Unter dem oberen Rande dieses Kragens ragt eine sehr scharfe Chitinspitze vor, welche durch zwei konvergierende Leisten gebildet wird.«

Die bisher unbekannt gebliebene Bedeutung dieser Spitze kann leicht durch Beobachtungen von Larven intra vitam aufgeklärt werden.

Nachdem die *Ammothea*-Larve auf eine Kolonie von *Obelia* geraten ist, kriecht sie nach der Basis des Kelchs eines der Hydranthen und setzt sich dort fest, indem sie sich mit ihrem Hinterende in der Richtung nach der Öffnung des Kelchs dreht (Taf. XX, Fig. 1). Hier bleibt sie im Verlauf einer langen Zeitperiode unbeweglich sitzen und macht eine Häutung nach der andern durch. Da die Larve sich auf einem Teil des Hydroidpolypen befindet, welcher von der Theca bedeckt ist, so muß sie, um den Inhalt des *Obelia*-Zweiges aussaugen zu können, notwendigerweise dessen Hülle durchbohren und zu diesem Zwecke dient denn auch das zugespitzte Schnabelende der Larve. In bezug auf ihre Ernährungsweise erinnern die *Ammothea*-Larven demnach an diejenigen von *Pycnogonum*. Ein Unterschied besteht nur darin, daß erstere nicht gleich den *Pycnogonum*-Larven an der Basis der *Obelia*-Kolonie sitzen bleiben, sondern auf dieselbe hinaufklettern. Außerdem erscheint der gekrümmte Schnabelfortsatz, wie ihn die *Pycnogonum*-Larven besitzen, für die *Ammothea*-Larven wegen der geringeren Festigkeit und Dicke der Theca von *Obelia* überflüssig.

Auch die weitere Metamorphose zeigt eine gewisse Übereinstimmung mit *Pycnogonum*. Die sechsfüßige Larve häutet sich und ergibt das

Stadium II, welches auf Taf. XX, Fig. 4, abgebildet ist. Dieses Stadium entspricht vollständig dem dritten Stadium von *Pycnogonum*. Dohrn erwähnt dasselbe, hält es aber für eine unmittelbare Fortsetzung des ersten Stadiums (ohne dazwischenliegende Häutung); ebenso spricht sich auch Morgan bezüglich *Tanystylum* nicht mit Bestimmtheit darüber aus, ob nach dem ersten Stadium eine Häutung stattfindet oder nicht. Der wichtigste Unterschied zwischen diesem Stadium und dem vorhergehenden besteht in dem Auftreten der Anlagen der p^4 in Gestalt schwach ausgesprochener Höcker, welche seitlich am Hinterende des Körpers liegen. Die Afteröffnung und der Enddarm sind noch nicht vorhanden. In einigen der in der Leibeshöhle liegenden Zellen sind, wie bei *Pycnogonum*, lange stäbchenförmige Kristalle zu sehen.

Das Stadium III zeigt einen großen Fortschritt in der Entwicklung der p^4. Ob zwischen dem zweiten und dritten Stadium eine Häutung stattfindet oder nicht, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben; ich vermute indessen, daß dies nicht der Fall ist. Die Anlagen der p^4 haben sich sehr in die Länge gestreckt und zeigen sogar bisweilen den Anfang einer Krallenbildung. Hinter den diesen Extremitäten entsprechenden Ganglien liegt noch ein Paar Ganglien. Es sind drei Paare von Ventralorganen deutlich zu sehen, welche zu den Gan-

glien der p^2, p^3 und p^4 gehören. Auf diesem Stadium tritt auch die Analöffnung auf. Der Charakter der ersten drei Extremitätenpaare bleibt der gleiche, wie auch früher. Die Larve häutet sich und geht über in das

Stadium IV (Taf. XX, Fig. 8). Nunmehr besitzt das Tier auch schon Anlagen der p^5 und unter der die p^4 bekleidenden Cuticula kann man bemerken, daß sich diese Extremitäten nach der nächsten Häutung gliedern und mit langen Krallen versehen sein werden. An der Innenseite des zweiten Gliedes der p^2 und p^3 gelangt je ein kurzer Dorn zur Ausbildung. In dem Nervensystem gehen in dem Sinne wichtige Veränderungen vor sich, daß die Ganglien des Segments p^4 sich nach vorn verschieben und indem sie auf das erste (doppelte) Ganglion der Bauchkette einen Druck ausüben, dasselbe etwas nach oben, der Dorsalsiete zu, verlagern. Auf diese Weise scheint das erste Bauchganglion, wenn man die Larve von der Bauchseite betrachtet, viel tiefer zu liegen als die übrigen Ganglien. Diese Erscheinung bietet ein gewisses theoretisches Interesse. Und zwar müssen wir in demselben eine Fortsetzung jenes Prozesses erblicken, durch welchen die Ganglien der p^1 nach der Dorsalseite des Tieres verlagert werden, um schließlich mit dem Gehirn zu verschmelzen.

Besonders deutlich ist die Verlagerung des ersten Bauchganglions auf Querschnitten zu bemerken (Taf. XX, Fig. 7).

Hinter den Ganglien der p^5 sieht man auch eine schwach ausgeprägte Differenzierung des Ganglions des zukünftigen sechsten Beinpaares. Auf dem vierten Stadium tritt in Gestalt zweier blasser Pigmentflecke das hintere Augenpaar auf.

Stadium V (Taf. XX, Fig. 9). Dieses Stadium ist das Ergebnis einer neuen Häutung und entspricht durchaus dem fünften Stadium von *Pycnogonum*, wie auch von *Tanystylum* nach Morgan (1891, Taf. V, Fig. XV). Für dieses Stadium sind die gegliederten (und zwar fünfgliedrigen) p^4 charakteristisch. Das fünfte Beinpaar hat das Aussehen ungeteilter, ziemlich langer Fortsätze, während das sechste noch kaum erst angedeutet ist, und zwar in Gestalt kleiner seitlicher Anschwellungen des hinteren Körperabschnitts, welcher zwischen der Basis der p^5 gelegen ist. Die Cuticula des Tieres wird schon vom dritten Stadium angefangen allmählich dicker und weniger durchsichtig. In dieser Beziehung haben die Larven von *Ammothea* große Ähnlichkeit mit den Larven von *Pycnogonum*. Das vierte wie das fünfte Stadium sind bei Dohrn nicht abgebildet, während das darauf folgende in seinen Fig. 11, 12 und 13 dargestellt ist.

Das Stadium VI (Taf. XX, Fig. 10) verfügt bereits über zwei Paare gegliederter Extremitäten (p^4 und p^5). Das sechste Extremitätenpaar geht in Gestalt noch nicht gegliederter Fortsätze von den Seiten des Hinterleibes aus. Dieser letztere sieht dem Hinterleib des erwachsenen Individuums schon sehr ähnlich, obgleich von ihm noch die Anlage des letzten Paares von Gangbeinen gebildet werden muß. Die ersten drei Extremitätenpaare bewahren noch immer ihre ursprüngliche Gestalt, nur ist die Zahl der Dornen auf der Innenseite der p^2 bis auf drei angewachsen.

Das Stadium VII (Taf. XX, Fig. 11) ist charakterisiert durch gegliederte p^4, p^5 und p^6 und das Auftreten der Anlagen von p^7. Der Hinterleib ist noch in einer Ebene mit den Anlagen der p^7 angeordnet; nach beendeter Metamorphose wird er indessen dorsal verlagert, während die Extremitäten des siebenten Paares mit ihrer Basis unter ihm zusammentreffen. Die Bauchnervenkette enthält nunmehr schon die definitive Anzahl von Ganglien, und zwar ein doppeltes Ganglion, welches Nerven nach den p^2 und p^3 entsendet, vier den vier Gangbeinpaaren entsprechende Ganglien und das kleine paarige Abdominalganglion.

Wichtige Veränderungen im vorderen Körperabschnitt weisen auf ein baldiges Ende der Metamorphose hin. Die Spinndornen der p^1 werden kürzer, während die Spinnzellen sich abrunden, kleiner werden und ihre Verbindung mit dem äußeren Medium einbüßen. Allerdings hat das zweite Beinpaar noch immer das Aussehen zweigliedriger Extremitäten, allein dafür werden die p^3 zu kleinen Höckern mit einem Dorn an ihrer Spitze reduziert. Der Schnabel weist keinerlei Veränderungen auf.

Es mag hier bemerkt sein, daß auch *Tanystylum* nach MORGAN (1891, siebentes Stadium, Taf. V, Fig. XVII) die gleichen Veränderungen der p^3 erleidet, wie *Ammothea*.

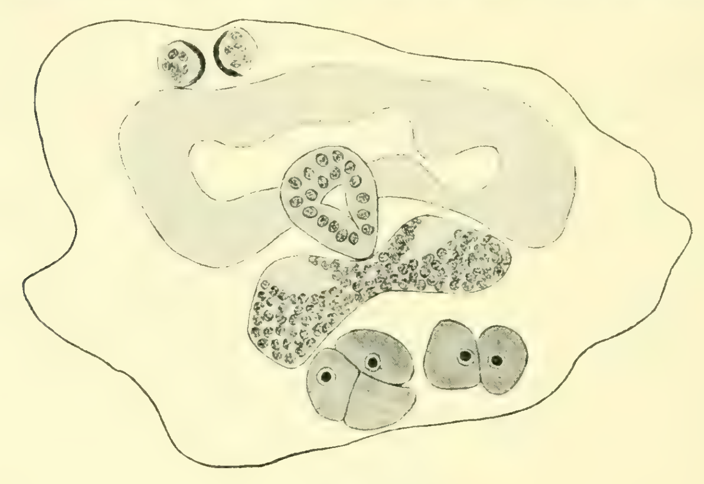
Zwischen den Stadien V—VI und VI—VII war je eine Häutung erfolgt; eine neue Häutung führt zu dem

Stadium VIII. Letzteres ist durch noch weitgehendere Reduktion der p^3 ausgezeichnet, welche sich in kaum bemerkbare Höckerchen verwandeln. Das zweite Extremitätenpaar ist zweigliedrig und der Schnabel hat seine Spitze, worauf auch DOHRN hingewiesen hat, noch immer nicht eingebüßt. Die Extremitäten des vierten bis sechsten Paares besitzen bereits ihre volle Gliederzahl; das siebente Beinpaar besteht einstweilen noch aus sechs Gliedern. Im allgemeinen kann man annehmen, daß das Tier mit Ausnahme des Baues der drei vorderen

Extremitätenpaare, seine definitive Gestalt erreicht hat. Wie viele Häutungen noch notwendig sind, damit auch die soeben erwähnten Extremitäten ihr definitives Aussehen erhalten, kann ich leider nicht angeben.

Für die Bewertung des Verlaufes der Metamorphose muß ich nochmals deren große Ähnlichkeit mit der Verwandlung von *Tanystylum* hervorheben; diese Ähnlichkeit erstreckt sich so weit, daß eine ganze Reihe von Stadien vollständig miteinander übereinstimmt.

Von inneren Zügen der Organisation, welche allen Larven von *Ammothea* in gleichem Maße und auf allen Stadien der Metamorphose zukommen, will ich auf folgende Erscheinungen hinweisen. Die Schnabeldrüsen von *Ammothea* sind, namentlich in den beiden unteren Antimeren, so



Textfig. 80.

Ammothea. Querschnitt auf dem Niveau des ersten Bauchganglions; unterhalb dieses letzteren sieht man fünf Zellen der Schnabeldrüsen. Oc. 4; Object. 4 mm.

stark entwickelt, daß ihre hinteren Enden bisweilen zwischen dem ersten Bauchganglion und der Hypode mis zu liegen kommen (Textfig. 80).

Excretorische Zellen sind in der Zweizahl vorhanden, wie dies auch bei den Larven von *Nymphon strömii* der Fall ist. Diese Zellen (Taf. XX, Fig. 5) sind wiederum am Rücken angeordnet, oberhalb des vorderen Paares von Darmdivertikeln. Der Körper der excretorischen Zelle ist mit Einschlüssen angefüllt, welche von Neutralrot intensiv gefärbt werden; mit ihrem dünnen Ende ist eine jede excretorische Zelle an einer der Muskelfasern befestigt, welche die Leibeshöhle durchkreuzen.

Bezüglich *Ammothea laevis* verfüge ich über mehrere Beobachtungen, welche es gestatten über die Geschwindigkeit des Wachstums dieses Tieres zu urteilen. Am ersten Juli fand ich einen mit *Obelia*-Kolonien

bewachsenen Stein, auf dem sechsfüßige *Ammothea*-Larven saßen; andre Stadien waren auf diesem Stein nicht vertreten. Als ich von diesem Stein nach Verlauf eines gewissen Zeitraums genommene Hydroidpolypen untersuchte, konnte ich mich davon überzeugen, daß die Larven 10—12 Tage gebraucht hatten, um das dritte Stadium zu erreichen. Das fünfte Stadium erreichen sie nach 15—16 Tagen. Über dieses Stadium hinaus wurden keine Beobachtungen angestellt.

5. *Phoxichilidium femoratum* Rathke, *Anoplodactylus petiolatus* Hodge und *A. pygmaeus* Hodge.

Die postembryonale Entwicklung der drei oben genannten Arten, weist so viele gemeinsame Züge auf, daß sie in ein und demselben Kapitel beschrieben werden kann. In der Tat stimmen die Larven der genannten Pantopoden, abgesehen von einem so wichtigen Merkmal, wie die endoparasitische Lebensweise, auch in allen besonders wichtigen Einzelheiten der Organisation miteinander überein.

Anoplodactylus pygmaeus parasitiert in den Hydranthen von *Obelia*, während den beiden andern Arten (in Millport) *Coryne eximia* Allman als Wirtstier dient.

Der Übergang zu der endoparasitischen Lebensweise erfolgt auf dem Stadium der sechsfüßigen Larve, mit dem ich meine Beschreibung denn auch beginnen will.

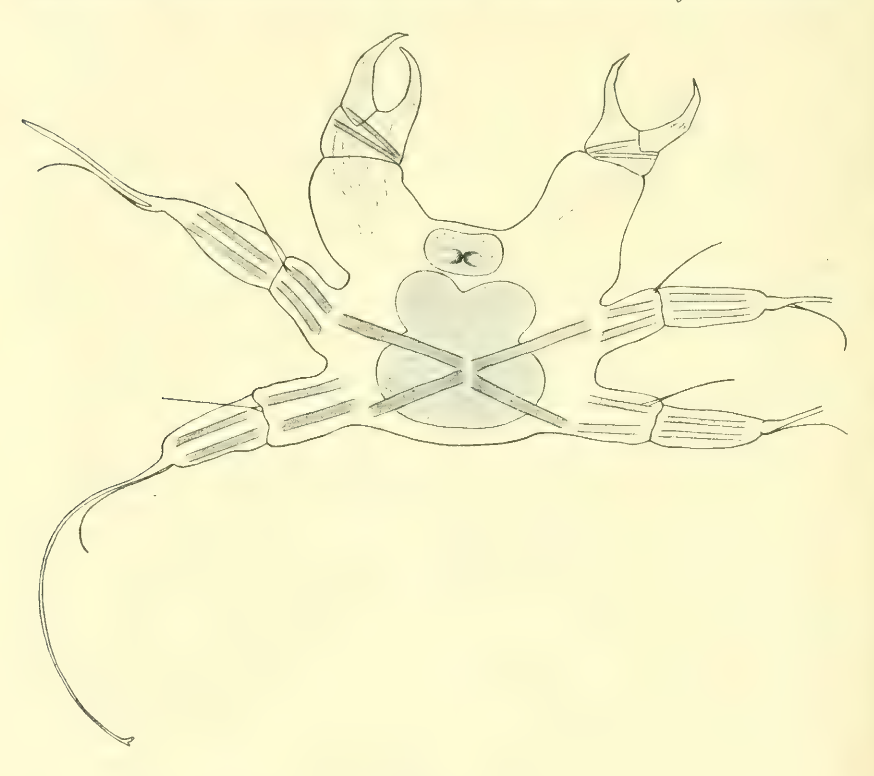
Stadium I. Die sechsfüßigen Larven von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* sind bekanntlich durch die sehr bedeutende Größe ihres Schnabels ausgezeichnet, ferner durch das Fehlen von Spinndornen auf den p^1 und die außergewöhnlich starke Entwicklung der Endglieder der p^2 und p^3.

Außer den soeben angeführten hauptsächlichsten Unterscheidungsmerkmalen waren alle übrigen morphologischen Eigentümlichkeiten der Larven vom *Phoxichilidium*-Typus bis jetzt ganz unbekannt geblieben und verdienen daher ein eingehenderes Studium.

Der Körper der Larven (Textfig. 81; Taf. XXI, Fig. 10; Taf. XXII, Fig. 2) ist annähernd viereckig; von den vorderen Ecken des Körpers sind die wohlentwickelten p^1 nach vorn gestreckt, während an den Seiten des Körpers die übrigen zwei Extremitätenpaare hervorragen. Der Schnabel der Larve ist nach deren Bauchseite verlagert und seine Spitze ist schräg nach unten gerichtet. Er besitzt die Gestalt eines an seinem Ende stark abgestumpften, wenig hohen, aber sehr breiten Kegels; an seiner Basis erreicht der Schnabel im Querschnitt etwa zwei Drittel der Breite des ganzen Körpers der Larve. Im Ver-

gleich mit den Larven der übrigen Pantopoden ist der Schnabel der Larven von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* unverhältnismäßig groß.

Das erste Extremitätenpaar besteht, wie immer, aus drei Gliedern (nicht aber aus vier, wie man dies aus den Zeichnungen von Semper [1874] entnehmen könnte). Die Scheren der p^1 sind durch völliges Fehlen von Dornen und Zähnchen an der Innenseite eines jeden Scheren-



Textfig. 81.

Anoplodactylus petiolatus. Sechsfüßige Larve, von der Bauchseite gesehen.

astes ausgezeichnet. An der Außenseite eines jeden Scherenastes befindet sich näher zu dessen Ende je ein kleiner Auswuchs oder Fortsatz, welcher auf späteren Entwicklungsstadien immer deutlicher wird (Taf. XXI, Fig. 9). Das wichtigste Merkmal der p^1 besteht bei den hier beschriebenen Arten indessen, wie bereits gesagt worden ist, in dem Fehlen des Spinndorns an ihrem Basalgliede. Dem Verschwinden des Spinndorns entspricht auch die völlige Atrophie der Spinndrüsen. Allerdings hat Adlerz (1888) im Innern der p^1 bei Larven von *Phoxichilidium* Überreste dieser Drüsen aufgefunden, allein die von ihm

bemerkten großen Zellen gehörten ohne allen Zweifel nicht Spinndrüsen, sondern den Scherendrüsen an.

Die Extremitäten des zweiten und dritten Paares sind nach ein und demselben Typus gebaut. Eine jede Extremität besteht aus drei Gliedern; das letzte derselben ist zu einem sehr langen, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen, welcher an Länge die beiden Basalglieder zusammengenommen stets übertrifft. Die Länge des letzten Gliedes bei den drei in Rede stehenden Arten ist Schwankungen unterworfen. Bei den Larven von *Anoplodactylus petiolatus* (Textfig. 81) übertrifft das letzte Glied der p^2 und p^3 den basalen Abschnitt der Extremität nur um ein weniges an Länge; bei *A. pygmaeus* verhält sich die Länge des letzten Gliedes zu der Länge des Basalgliedes des Beines etwa wie 3 : 1; bei *Phoxichilidium* beträgt dieses Verhältnis 5 : 1 und darüber. *A. petiolatus* stellt demnach eine Übergangsform zwischen den gewöhnlichen Pantopodenlarven zu solchen vom *Phoxichilidium*-Typus dar. Der Übergangscharakter der Larven von *A. petiolatus* wird auch noch durch einen andern Umstand bekräftigt. Gleich den Larven von *Pycnogonum*, *Nymphon* u. a. tragen die Basalglieder der p^2 und p^3 auch bei den Larven der von uns betrachteten Form je einen ziemlich langen und dünnen Dorn (Textfig. 81). Bei *Phoxichilidium* und *A. pygmaeus* verschwinden diese den Spinndornen der p^1 homologe Dornen vollständig (Taf. XXI, Fig. 10; Taf. XXII, Fig. 2).

Loman (1907) bildet an dem basalen Teil des letzten Gliedes der p^2 und p^3 der Larven von *Phoxichilidium femoratum* ein kleines Zähnchen ab. Ein solches Zähnchen finden wir auf einem viel weiter entwickelten Stadium bei den Larven von *A. petiolatus* (Textfig. 81), wo dasselbe sich gleichsam in Gestalt einer kleinen dünnen und Ersatzkralle differenziert.

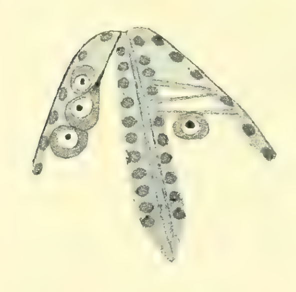
Indem wir bei unsrer weiteren Beschreibung die gleiche Reihenfolge innehalten, wie wir dies früher für die Larven von *Nymphon strömii* getan haben, gehen wir nunmehr zu dem Drüsensystem der Larven von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* über.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Larven der genannten Arten weniger Drüsen besitzen, als die Larven der meisten Pantopoden.

1) Die Drüsen der basalen Extremitätenglieder (vgl. *Nymphon*), die Spinndrüsen mit eingerechnet, fehlen vollständig.

2) und 3) Die Drüsen der Scheren und des Rüssels sind im Gegenteil sehr stark entwickelt. In dem Basalglied der p^1 befindet sich ein Paar Scherendrüsen, deren Ausführgänge an der Spitze beider Scherenarme ausmünden. Die Drüsen bestehen aus sehr großen Zellen,

welche einen runden großen Kern mit deutlichem Kernkörperchen in seiner Mitte besitzen (Taf. XXII, Fig. 9). Die das Innere der p^1 ausfüllenden Scherendrüsen berühren einander gewöhnlich so dicht, daß ihre Paarigkeit nur durch die Anwesenheit der zwei in der Richtung nach den Enden der Scherenarme divergierenden Ausführgänge bewiesen wird. Auf späteren Stadien kann man bisweilen auch die Paarigkeit der Drüsen selbst gut unterscheiden (Taf. XXI, Fig. 9). Die Scherendrüsen fallen schon bei der Betrachtung intra vitam so sehr in die Augen, daß man sich nur darüber wundern muß, weshalb dieselben bis jetzt noch nicht ausführlich beschrieben worden sind. ADLERZ (1888) ist der einzige Autor, welcher auf diese Drüsen hinweist, wobei er sie, wie wir gesehen haben, für Überreste der Spinndrüsen ansieht.



Textfig. 82.
Phoxichilidium. Längsschnitt durch den Schnabel der sechsfüßigen Larve.

Mit ihren hinteren, erweiterten Enden reichen die Scherendrüsen in den Rumpf herein, wo sie längs den Seiten der vorderen Darmdivertikel und zum Teil auch über denselben angeordnet liegen. Die Zahl der Zellen in beiden Scherendrüsen zusammengenommen beträgt 14. Diese Zahl bleibt unverändert bis zu den spätesten Entwicklungsstadien erhalten.

Ebenso genau festgesetzt ist auch die Zahl der Drüsenzellen des Schnabels. Letzterer enthält zwölf Drüsenzellen, zu je vier auf jedes Antimer (Taf. XXII, Fig. 3 und Textfig. 82). Der histologische Bau dieser Zellen beweist ihre volle Homologie mit den Zellen der Scherendrüsen. Es sind dies große, birnförmige Zellen, von denen eine jede je einen äußerst schmalen Kanal nach dem Ende des Schnabels entsendet; alle diese Ausführgänge der Schnabeldrüsen münden an den Rändern der Mundöffnung nach außen (Textfig. 82). In Anbetracht der außerordentlich starken Entwicklung des Drüsenapparates der Scheren und des Schnabels muß man vermuten, daß die hier beschriebenen Drüsen eine wichtige Rolle im Leben der Larven spielen. Ich wage es indessen kaum mich über die Natur dieser Rolle auszusprechen. Vielleicht besitzen die Drüsen eine gewisse Bedeutung für den Schutz der Larven gegen die Wirkung der Verdauungssäfte des Wirtstieres, doch ist dies nur eine ziemlich willkürliche Annahme von mir.

4) Hautdrüsen sind wohl vorhanden, sie sind aber schwach entwickelt und lassen sich durch Neutralrot nur schwach differenzieren, weshalb sie auch schwer bemerkbar sind. Ich konnte diese Drüsen

nur bei *A. pygmaeus* feststellen (Taf. XXII, Fig. 2), wo zwei Drüsenpaare in der Nähe des hinteren Körperendes liegen (auf der Zeichnung ist nur das eine derselben zu sehen), das dritte dagegen an der Basis der p^1. Höchst wahrscheinlich besitzt die Larve noch mehr Hautdrüsen, welche meiner Aufmerksamkeit entgangen sind.

Die Muskulatur der Larven habe ich nur zum Teil untersuchen können, wobei ich mich indessen davon überzeugen konnte, daß dieselbe in ihren wichtigsten Zügen mit derjenigen der Larven von *Nymphon* und *Ammothea* (nach MEISENHEIMER) durchaus übereinstimmt. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur in der Anordnung der Beugemuskeln der p^2 und p^3 (M. flexores). Bei *Ammothea* (MEISENHEIMER, 1902, Taf. XIV, Fig. 13) sind sie durch zwei Paare von Muskelfasern dargestellt, welche mit dem einen ihrer Enden an der Basis der entpsrechenden Extremität befestigt sind mit dem anderen Ende dagegen nach der medianen Ventrallinie verlaufen, sich aber noch in weiter Entfernung von derselben an der ventralen Körperwand befestigen. Die Larven von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* besitzen viel stärker entwickelte Flexores der p^2 und p^3, was wahrscheinlich mit der stärkeren Entwicklung der Extremitäten selbst zusammenhängt. Die M. flexores (Textfig. 81) sind bei den hier beschriebenen Formen sehr lang, erreichen mit ihren inneren Enden die mediane Ventrallinie und treffen hier in einem Punkt zusammen, indem sie deutlich die Figur eines Kreuzes bilden.

Die übrige Muskulatur bietet keine interessanten Züge dar.

Glatte Muskelfasern (vgl. *Nymphon strömii*) habe ich bei *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* nicht entdecken können.

Das centrale Nervensystem der Larven besteht aus dem oberen Schlundganglion, den Schlundcommissuren (Taf. XXI, Fig. 8) und einer ganzen, ungegliederten Bauchnervenmasse, welche Nerven nach den p^2 und p^3 aussendet. Das obere Schlundganglion zeigt einen deutlich ausgesprochenen paarigen Ursprung. Die Bauchganglienmasse ist noch sehr wenig von dem Ectoderm differenziert und ist bei der Betrachtung intra vitam gar nicht zu unterscheiden. Ventralorgane sind bei der sechsfüßigen Larve noch nicht vorhanden.

Augen, welche bei den Larven von *Phoxichilidium femoratum* und *Anoplodactylus femoratus* fehlen, sind bei den Larven von *A. petiolatus* zu einem Paar vorhanden. Die Augen liefern uns demnach ein sehr bequemes Kriterium für die Bestimmung der Larven der oben erwähnten *Anoplodactylus*-Arten. Diese Tatsache verdient aus dem Grunde erwähnt zu werden, weil die Selbständigkeit der Species *A. pygmaeus*

bis jetzt immer noch nicht als sicher begründet gelten konnte. So ziehen z. B. Sars, Norman und einige andre Autoren *A. pygmaeus* und *A. petiolatus* nur aus dem einzigen Grunde zu einer einzigen Art zusammen, weil diese beiden Arten im erwachsenen Zustande einander sehr ähnlich sehen. Die deutlich ausgesprochenen Unterschiede in den Larven (die Augen, die verschiedene Länge der letzten Glieder der p^2 und p^3) liefern uns indessen den Beweis dafür, daß wir es hier mit zwei durchaus selbständigen Arten zu tun haben.

Der Darm besteht aus einer Speiseröhre und dem Mitteldarm, welcher bei der unlängst ausgeschlüpften Larve das Aussehen eines einfachen runden Sackes besitzt (Taf. XXII, Fig. 2). Etwas später, aber noch auf dem Stadium der sechsfüßigen Larve, treten aus diesem Sack zwei kurze, blindgeschlossene Auswüchse hervor, welche von demselben nach vorn, zur Basis des ersten Extremitätenpaares verlaufen (Textfig. 81).

Excretorische Zellen habe ich in der Leibeshöhle der Larven nicht bemerken können. Wahrscheinlich sind solche aber vorhanden, wie man dies auf Grund ihres Vorhandenseins bei Larven auf etwas späteren Entwicklungsstadien annehmen muß.

Die sechsfüßigen Larven klammern sich, während des Herumkriechens der sie auf sich herumtragenden Männchen, auf den Kolonien der Hydroidpolypen mit Hilfe ihrer Extremitäten an letzteren fest (Taf. XXII, Fig. 1); zwecks ihrer ferneren Entwicklung müssen diese Larven dann für gewöhnlich in die Gastralhöhle der Hydranten der Kolonie eindringen. Auf welche Weise das Eindringen in das Innere des Hydroidpolypen vor sich geht, wage ich nicht zu entscheiden. Diese Frage könnte, nach dem sehr richtigen Ausspruch von Loman (1907), nur durch einen blinden Zufall entschieden werden, welcher eine Larve gerade in dem Moment wo sie einen Hydroidpolypen infiziert, in das Gesichtsfeld des Mikroskops gelangen ließe. Trotz alledem ist es mir gelungen, nachstehende Erscheinungen festzustellen. Bei *Anoplodactylus petiolatus* wird die sechsfüßige Larve, ohne ihre Gestalt zu verändern, von den *Coryne*-Hydranthen »verschluckt«; den Beweis hierfür kann man darin erblicken, daß ich zweimal derartige Larven in der Gastralhöhle von *Coryne* angetroffen habe. Die Larven von *A. pygmaeus* dagegen müssen, bevor sie in das Innere der *Obelia*-Individuen gelangen, eine Häutung durchmachen und ihre langen p^2 und p^3 einbüßen. Zugunsten einer zuvorigen Häutung der Larven von *A. pygmaeus* sprechen einige interessante Beobachtungen, von denen weiter unten die Rede sein wird.

Die in die Gastralhöhle der Hydranten geratenen Larven von *A. pygmaeus* verbleiben auch in derselben; die Larven von *A. petiolatus* wandern aus den Hydranten in das Innere des Stammes der *Coryne*-Kolonie, an dessen gesamten Verlauf sie besondere sogenannte »Cysten« bilden.

Bei der ferneren Beschreibung werden die aufeinanderfolgenden Stadien der Metamorphose von *A. petiolatus* einerseits und *A. pygmaeus* anderseits in paralleler Reihe dargestellt werden. Was die Entwicklung von *Phoxichilidium* anbetrifft, so verfüge ich nur über verhältnismäßig späte Larvenstadien dieser Gattung. Dabei gleichen die Larven von *Phoxichilidium* den entsprechenden Larven von *A. petiolatus* in so hohem Grade, daß sie von letzteren nur durch die etwas abweichende Färbung unterschieden werden können: die Larven von *Phoxichilidium* zeigen eine kirschrote Färbung, während die Larven von *A. petiolatus* bedeutend heller gefärbt sind.

Das Stadium II habe ich nur bei *A. petiolatus* gefunden (Taf. XXI, Fig. 2); das analoge Stadium von *Phoxichilidium* ist bei Loman in der Fig. 11 der Taf. V, und bei Semper in der Fig. 2 der Taf. XV dargestellt.

Die entsprechende Larvenform von *A. pygmaeus* habe ich nicht angetroffen, trotz des sehr reichen, mir zur Verfügung stehenden Materials. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß *A. pygmaeus* in seiner Entwicklung von dem Stadium I unmittelbar auf das Stadium III übergeht.

Das zweite Stadium von *A. petiolatus* unterscheidet sich von dem ersten hauptsächlich durch die starke Reduktion der p^2 und p^3. Ihr Endglied verschwindet restlos, während die beiden übrigen Glieder sich stark verkürzen. Derartige verkürzte und an ihrem Ende abgerundete Körperanhänge sind anfangs beweglich und biegen sich in ihren Gelenken (vgl. Loman, 1907, bezüglich der Larven von *Phoxichilidium*). Späterhin zieht sich der Inhalt der p^2 und p^3 indessen, wie dies aus meiner Zeichnung zu ersehen ist, fast gänzlich in das Innere des Körpers zurück, so daß ihr zweites Glied vollständig leer wird. Diese Erscheinung ist ein sicheres Merkmal der herannahenden Häutung.

Übereinstimmende Entwicklungsstadien sind für *Phoxichilidium* von Loman (1907), und Semper (1874) beschrieben worden. Ich kann mich indessen, was die Abbildung der beiden hinteren Beinpaare betrifft, durchaus nicht mit den erwähnten Autoren einverstanden erklären. Nach den Zeichnungen und Beschreibungen von Loman und Semper verschmelzen die beiden ersten Glieder der p^2 und p^3 zu einem ungegliederten konischen Fortsatz des Körpers, an welchem das

modifizierte dritte Glied der Extremität in Gestalt einer kurzen Kralle befestigt ist. Bezüglich *A. petiolatus* kann ich auf Grund eines reichlichen Materials mit Sicherheit aussagen, daß das dritte Glied, wie schon oben erwähnt wurde, bei der Häutung ganz abgeworfen wird und nur die beiden ersten Glieder erhalten bleiben.

Die Larve häutet sich und geht darauf über in das

Stadium III. Anfangs sieht dieses Stadium dem vorhergehenden außerordentlich ähnlich, und unterscheidet sich von demselben nur durch die etwas größeren Dimensionen, sowie dadurch, daß seine p^2 und p^3 sich in kurze, ungegliederte Auswüchse verwandelt haben.

Späterhin indessen macht sich unter der den Körper der Larve bekleidenden Cuticula eine Differenzierung der Schreitbeine bemerkbar (Taf. XXI, Fig. 3). In den runden, scheibenförmigen Rumpf der Larve schneiden seitlich zwei Paare von Furchen ein, durch welche derselbe in nachstehende Abschnitte eingeteilt wird. Der vorderste, größte Abschnitt liegt zwischen der Basis der p^1 und dem ersten Furchenpaar; er trägt die Überreste der p^2 und p^3 und weist ein Paar breiter, seitlicher Ausstülpungen des Darmes auf. Auf Kosten dieser Abschnitte entwickelt sich späterhin das vierte Extremitätenpaar. Der zweite, schmalste Abschnitt des Rumpfes wird von den beiden oben erwähnten Furchenpaaren begrenzt, enthält ein Paar Darmdivertikel und entspricht dem Segment der p^5. Der letzte, hintere Abschnitt repräsentiert die Gesamtheit der Anlagen der Segmente der p^6 und p^7 und des Hinterleibs.

Die Fig. 3 der Arbeit von Semper (1874) läßt vermuten, daß zuerst nur ein einziges Paar von seitlichen Furchen zur Bildung gelangt, und zwar das vordere, durch welches die Anlage der p^4 abgegrenzt wird; was das zweite Furchenpaar anbetrifft, so entsteht dasselbe in diesem Fall etwas später. Larven mit einem einzigen Furchenpaar habe ich nicht angetroffen, halte aber ein derartiges Entwicklungsstadium für außerordentlich wahrscheinlich.

Bei *Anoplodactylus pygmaeus* entspricht das auf die sechsfüßige Larve folgende Entwicklungsstadium (Taf. XXII, Fig. 3) dem Beginn des dritten Stadiums bei *A. petiolatus*. Die Extremitäten p^2 und p^3 sind zu kleinen konischen Auswüchsen geworden (bisweilen sind dieselben etwas größer, als auf der Zeichnung angegeben ist); der Darm besitzt nur ein einziges Paar vorderer Blindschläuche, welche den p^1 entsprechen.

Auf den beiden soeben beschriebenen Stadien, dem zweiten und dem dritten, fällt der geringe Raum auf, welcher in dem Körper der

Larve von dem Mesoderm eingenommen wird. In dem Rumpf ist die gesamte Höhle des Körpers von dem umfangreichen Darm eingenommen, welcher der Hypodermis dicht anliegt; das Innere der p^1 und des Schnabels ist von großen Drüsenzellen angefüllt.

Stadium IV. Der weitere Schritt in der Entwicklung besteht darin, daß hinter den p^5 ein neues Paar seitlicher Furchen auftritt, welche die Anlagen des Segments der p^6 andeuten. Gleichzeitig beginnen die durch die Furchen abgegrenzten und den Anlagen der p^4, p^5 und p^6 entsprechenden Abschnitte des Körpers in der Richtung nach unten und zur ventralen Medianlinie zu wachsen, wobei sie paarige, stumpfe Vorwölbungen bilden.

Auf diese Weise erfolgt der Übergang zu dem auf Fig. 4 der Taf. XXI (für *A. petiolatus*) und auf Fig. 4 der Taf. XXII (für *A. pygmaeus*) abgebildeten Larvenstadium.

Auf diesem Stadium besitzt die Larve folgenden Bau. Der Rüssel und das erste Extremitätenpaar behalten ihre frühere Gestalt. Die höckerförmigen p^2 und p^3 werden bei *A. pygmaeus* ganz ausgeglichen. Bei *A. petiolatus* bleiben sie noch erhalten, werden aber durch die starke Entwicklung des vierten Extremitätenpaares nach vorn und nach der ventralen Körperseite verlagert. Durch eine derartige Verlagerung der Rudimente der p^2 und p^3 läßt sich dann auch der Umstand erklären, warum die definitiven p^2 und p^3 nicht an der Stelle entstehen, wo sich früher die embryonalen Beine befanden. Der erwähnte Umstand kann, wie wir sehen, nicht als ein Grund (wie MEINERT, 1899, dies annimmt) für die Verneinung eines Zusammenhangs zwischen den embryonalen und den definitiven p^2 und p^3 geltend gemacht werden.

Die p^4, p^5 und p^6 besitzen die Gestalt von drei Paaren stumpfer Körperfortsätze, in deren Innern Ausstülpungen des Darmes enthalten sind und die mit ihren Enden nach der Ventralseite zu gekrümmt sind. Diese Fortsätze nehmen von vorn nach hinten an Größe ab. Zwischen den Insertionsstellen des sechsten Extremitätenpaares befindet sich der hintere unpaare Körperbezirk, aus dem späterhin das Segment der p^7 und der Hinterleib hervorgehen.

Der nunmehr mit vier Divertikelpaaren versehene Darm ist an seinem hinteren Ende blind geschlossen. Der histologische Bau der Wandungen des Mitteldarms ist recht eigenartig (Taf. XXI, Fig. 11 u. 12; Taf. XXII, Fig. 13). Die Darmwand wird von einem einschichtigen Epithel gebildet, welches aus zweierlei Art von Zellen besteht. Die einen derselben gleichen den Zellen eines gewöhnlichen Cylinderepithels, doch sind sie weniger gleichmäßig angeordnet und nehmen

oft statt der cylindrischen eine konische Gestalt an, indem sie nach dem Lumen des Darmes zu spitz werden. Die hier beschriebenen Zellen werden durch Safranin und Boraxcarmin ziemlich intensiv gefärbt. Die Cylinderzellen kleiden entweder beträchtliche Darmbezirke ununterbrochen aus, oder aber dieselben wechseln mit Zellen der zweiten Art ab. Letztere stellen unverhältnismäßig größere, birnförmige Zellenelemente dar, welche mit ihren aufgetriebenen Enden weit in die Höhle des Darmes hineinragen. Auf Grund einiger Präparate glaube ich sogar annehmen zu können, daß die aufgetriebenen Zellen, oder doch wenigstens deren Enden, sich losreißen und in die Höhle des Mitteldarmes fallen können. Das Protoplasma der birnförmigen Zellen färbt sich bedeutend schwächer, als dasjenige der Zellen der erstgenannten Art. Außerdem enthält es zahlreiche körnige Einschlüsse. Es ist von Interesse, daß ich unter diesen Einschlüssen nicht selten Diatomeenpanzer und andre Überreste von Organismen angetroffen habe. Diese Beobachtung ist vor allem ein Beweis dafür, daß die Zellen des Darmes der Larven von *Anoplodactylus* die Fähigkeit besitzen, Speisepartikelchen zu erfassen und dieselben einer intracellulären Verdauung zu unterwerfen, gleich dem Darmepithel vieler niederen Wirbellosen. Diese Ähnlichkeit mit niedersten Evertebraten wird noch dadurch verstärkt, daß die aufgenommenen Diatomeenalgen im Innern der Zelle von einer Verdauungsvacuole umgeben werden (Taf. XXI, Fig. 12).

Ferner erhalten wir auf Grund der oben angeführten Beobachtungen die Möglichkeit, die Frage nach der Art und Weise der Ernährung der endoparasitischen Pantopodenlarven zu entscheiden. Dohrn (1881) schreibt, daß die Larven sich auf Kosten von Nahrungspartikelchen ernähren, welche von dem die Larven enthaltenden Hydranten ergriffen werden. Lohmann (1907, S. 281) behauptet im Gegenteil mit Bestimmtheit, daß die Larven vermittels ihrer Scheren Stücke der Epithelzellen von der Gastralhöhle des Hydroidpolypen losreißen und dieselben verschlucken. In dieser Frage muß ich mich voll und ganz der von Dohrn ausgesprochenen Ansicht anschließen. Auf Schnitten durch mit Pantopodenlarven infizierte Hydranten habe ich niemals irgendwelche Beschädigungen des endodermalen Epithels beobachten können, welches deren Gastralhöhle auskleidet. Die Nahrung der *Anoplodactylus*-Larven ist demnach diejenige ihrer Wirtstiere.

Das Nervensystem der Larven des dritten Stadiums zeigt eine ganz beträchtliche Differenzierung von der Hypodermis. Es besteht vor allem aus einem oberen Schlundganglion und einem

Ganglienpaar der Schlundcommissuren. Die Loslösung der Schlundganglien von der Hypodermis erfolgt zu beiden Seiten der Schnabelbasis, wie dies aus der Fig. 4 der Taf. XXII zu ersehen ist. Während des hier geschilderten Vorgangs bildet die Hypodermis an den beiden erwähnten Stellen zwei sehr deutliche Einstülpungen, die Ventralorgane der Schlundcommissuren; der Einstülpung der Hypodermis folgt auch die Cuticula, was das Auftreten zweier ziemlich tiefen Grübchen an den entsprechenden Stellen der Körperoberfläche zur Folge hat.

Die den p^2 und p^3 entsprechenden Ganglien stellen von allem Anfang an eine einzige, gemeinsame Ganglienmasse dar. Letztere versinkt tief unter die Hypodermis, so daß die Zellen der Schnabeldrüsen nicht selten mit ihren hinteren Enden in den zwischen der Ganglienmasse und der Haut entstehenden Zwischenraum hereinragen.

Der zweifache Charakter der soeben erwähnten Ganglienmasse wird dadurch in unwiderleglicher Weise erwiesen, daß in derselben zwei Paare von Ventralorganen vorhanden sind. Eindrücke in der Cuticula, welche diesen Ventralorganen entsprechen würden, gelangen nicht zur Bildung. An lebenden Objekten sind die Ganglien der p^2 und p^3 nicht zu erkennen, da sie in das Innere, unter die Hypodermis, versenkt sind.

Es folgen nunmehr drei Paare vollständig ausgebildeter Ganglien, welche den Segmenten der p^4 und p^5 und p^6 angehören. Dieselben besitzen Ventralorgane, und zwar bildet die Cuticula unterhalb der Ganglien der p^4 und p^5 zwei Paare tiefer Grübchen (Taf. XXII, Fig. 4). Die Ventralorgane zeigen den für diese Gebilde typischen Bau (Taf. XXII, Fig. 11). Es sind dies becherförmige, paarige Einstülpungen der Hypodermis an der Ventralseite des Körpers, welche tief in das Innere der Ganglien hineindringen, unterhalb deren sie gebildet werden. Die Einstülpungshöhle steht anfangs durch einen engen Gang mit dem äußeren Medium in Verbindung, späterhin kann das Ventralorgan jedoch von der Hypordermis gänzlich abgeschnürt werden und tritt dann in Gestalt eines hohlen Bläschens in den Bestand des Ganglions. Die Wandungen des Bläschens bestehen aus einer Schicht von Zellen, welche viel größere Dimensionen aufweisen, als die Ganglienzellen und in deren Kernen häufig mitotische Teilungsfiguren zu bemerken sind (Taf. XXII, Fig. 13).

Hinter dem letzten der oben erwähnten drei Ganglienpaare kann man bisweilen (Taf. XXI, Fig. 4) die Anlagen noch eines Paares von Ganglien bemerken, welche nur undeutlich von der Hypodermis ab-

gegrenzt sind. Es sind dies die Ganglien des Segments des siebenten Extremitätenpaares.

Von den peripheren Nerven gelingt es bisweilen die Nerven der p^1 intra vitam zu sehen, welche von den Ganglien der Schlundcommissuren ausgehen. So kann man auf der Fig. 9 der Taf. XXI bemerken, daß der in die p^1 eintretende Nerv in Äste zerfällt, welche an der Oberfläche der Muskelfasern der Extremität enden. Was die andern Nerven anbetrifft, so verdient nur die Beobachtung Interesse, daß trotz der starken Atrophie der p^3, der dieser Extremität entsprechende Nerv erhalten bleibt (Taf. XXI, Fig. 13). Die Erhaltung dieses Nerven bildet einen indirekten Beweis dafür, daß an Stelle der verschwundenen Extremität die definitiven p^3 des Tieres zur Entwicklung gelangen werden.



Textfig. 83.
Anoplodactylus petiolatus. Querschnitt durch eine Larve. *Dr*, dorsale Drüsenzellen. Oc. 4; Object. 8 mm.

In dem Drüsensystem der Larven fällt das Auftreten zweier großer Drüsenzellen auf der Dorsalseite des Körpers unter der Haut, etwa auf dem Niveau des sechsten Extremitätenpaares in die Augen, welche ihrem Charakter nach vollständig mit den Drüsenzellen der Scheren und des Schnabels übereinstimmen. Die Herkunft dieser Zellen (Textfig. 83) und die Stelle, wo ihre Kanäle nach außen münden, konnte ich nicht feststellen.

Das gesamte Mesoderm der Larve ist auf kleine Zellen beschränkt, welche in dem Zwischenraum zwischen dem Mitteldarm und der Hypodermis unregelmäßig zerstreut liegen (Taf. XXI, Fig. 7 und Taf. XXII, Fig. 13). Außerdem liegen in dem vorderen Abschnitt des Körpers an der gewohnten Stelle, d. h. seitlich von den Augen, zwei ziemlich große, runde, excretorische Zellen, welche mit mehreren Einschlüssen von verschiedener Größe dicht angefüllt sind (Textfig. 84).

Das Stadium IV (Taf. XXI, Fig. 5 für *A. petiolatus*; Taf. XXII, Fig. 5 für *A. pygmaeus*) ist durch die starke Verlängerung der p^4—p^6 und durch die Anlage des letzten, siebenten Extremitätenpaares ausgezeichnet. Nachdem sich die Schreitbeine der rechten und linken

Seite, wie wir dies aus der Beschreibung des dritten Stadiums ersehen haben, nach der ventralen Seite gekrümmt haben, beginnen sie einander entgegen zu wachsen. Nachdem sie auf der ventralen Medianlinie zusammengetroffen sind, biegen sich ihre Vorderenden infolge des gegenseitig aufeinander ausgeübten Drucks nach vorn um, und setzen ihr Wachstum nunmehr in dieser Richtung fort. Wie man aus den Abbildungen ersehen kann, sind die Beine derart eingerichtet, daß sie möglichst wenig Raum einnehmen.

Bei *Anoplodactylus petiolatus* und *Phoxichilidium* (Taf. XXI, Fig. 6 und Textfig. 85) erlangt das vierte Extremitätenpaar eine solche Länge, daß sich diese Beine, nachdem sie das vordere Körperende erreicht haben, mit ihren Enden nach der Ventralseite krümmen und seitlich von der Basis der p^1 über den Rücken des Tieres hervorragen. Mit zunehmendem Wachstum beschreiben alle Beine, namentlich aber bei den beiden eben genannten Arten, mehrere Windungen (Textfig. 85). Der unpaare hintere Körperabschnitt der Larven des dritten Stadiums wird nunmehr durch zwei seichte Furchen in einen mittleren Teil, oder die Anlage des Hinterleibs, und in zwei seitliche Teile, d. h. die zukünftigen p^7 eingeteilt.



Textfig. 84.
Anoplodactylus petiolatus. Vorderende der Larve. *g*, oberes Schlundganglion; *Exc*, excretorische Zellen. Oc. 4; Object. 8 mm.

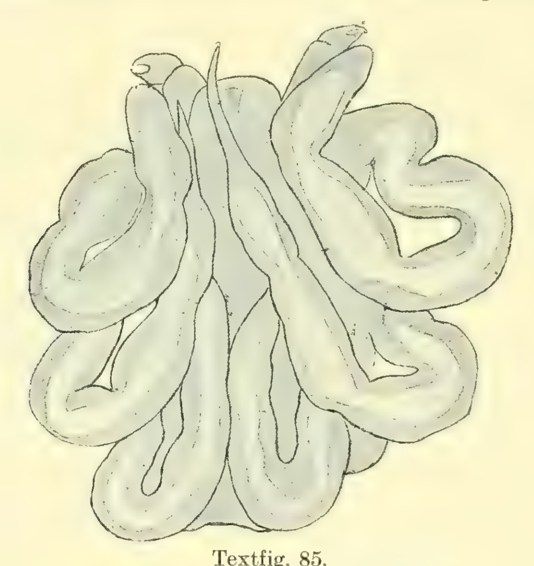
Am Ende des Hinterleibs (bei *A. pygmaeus* auf dessen Unterseite) tritt die Analöffnung auf. LOMAN (1907) gibt an, daß der After bei den Larven von *Phoxichilidium* bedeutend später auftritt, allein bei den von mir beobachteten Formen war ein Anus immer schon auf dem vierten Stadium vorhanden.

Auf Schnitten (Taf. XXI, Fig. 14) kann man sehen, daß die Bildung des Anus und des Proctodäum nicht so sehr durch Einstülpung der Hypodermis, als durch deren Durchreißung mit nachfolgender Umrollung der Hypodermis nach innen, längs den sich bildenden Rändern der Öffnung, vor sich geht. Eine Verbindung zwischen dem Lumen des Proctodäum und der Höhle des Mitteldarmes ist noch nicht vorhanden.

Nachdem das Wachstum des vierten Stadiums beendet ist, löst

sich die larvale Cuticula von der Hypodermis ab, welche an ihrer Oberfläche eine neue Schicht einer chitinösen Substanz abscheidet (Taf. XXII, Fig. 5). In dieser Zeit beginnt an den mit der neugebildeten Cuticula bekleideten Beinen die Bildung der Krallen und Dorne.

Es ist von Interesse, daß die Differenzierung der Krallen bei *Phoxichilidium* und *A. petiolatus* einerseits und anderseits bei *A. pygmaeus* und allen übrigen von mir untersuchten Pantopoden, in verschiedener Weise vor sich geht. Bei den Larven von *A. pygmaeus* (Taf. XXII, Fig. 5) geht dieser Vorgang in nachstehender Weise vor sich: das äußerste Ende des Beines wird von einer ringförmigen Furche



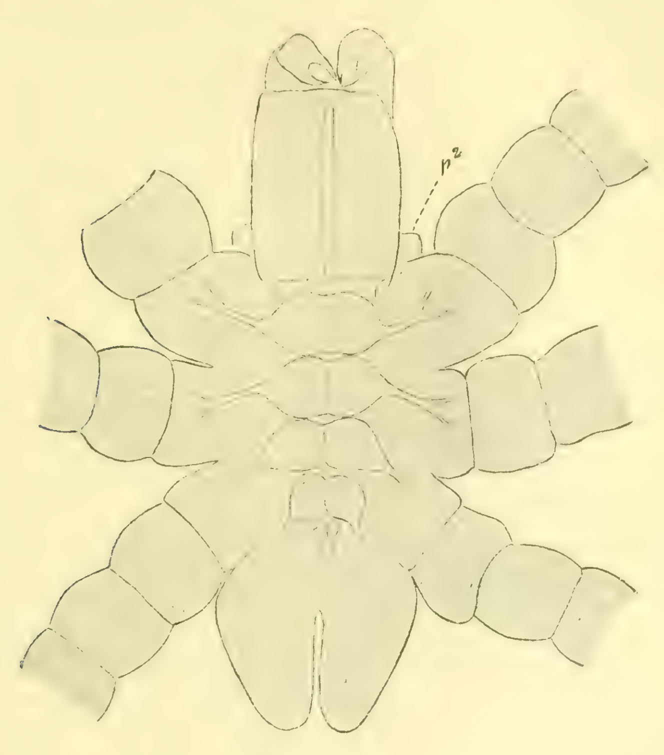
Textfig. 85.
Anoplodactylus petiolatus. Larve des IV. Stadiums.

umgeben; letztere wird allmählich tiefer und bildet eine kleine Grube, an deren Boden ein konisches Wärzchen hervorragt, welches nur mit seiner Spitze aus der Grube hervorsieht. Diese ritzenförmige Warze nun stellt die Anlage der Kralle dar. Nach der Häutung gleicht sich das Grübchen aus und die Kralle tritt dann ganz nach außen hervor.

Bei *A. petiolatus* und *Phoxichilidium* erfolgt die Bildung der Krallen auf eine bedeutend einfachere Weise. Die Endabschnitte der Schreitbeine (Taf. XXI, Fig. 5 u. 6) strecken sich bedeutend in die Länge, werden schmäler und verwandeln sich vollständig in die Krallen. Eine derartige Bildung der Krallen wurde für *Phoxichilidium* schon von Hodge (1862) abgebildet; die andern Forscher haben dieser Erscheinung keine Aufmerksamkeit zugewendet.

Die Bildung der Dorne habe ich nur bei *A. pygmaeus* beobachtet; sie bietet eine genaue Kopie der Krallenbildung: ein jeder Dorn wird am Boden eines besonderen Täschchens der Hypodermis angelegt.

In der Hypodermis der Larven des vierten Stadiums liegen (namentlich an den Beinen) zahlreiche Hautdrüsen zerstreut, deren Inhalt jetzt mit Neutralrot deutlich färbbar ist.



Textfig. 86.

Anoplodactylus petiolatus. Larve des V. Stadiums. Oc. 4; Object. Nr. 3 REICHERT.

Nach erfolgter Häutung geht die Larve zum letzten endoparasitischen Entwicklungsstadium über, und zwar zu dem

Stadium V (Textfig. 86). Das Tier gleicht nunmehr völlig dem erwachsenen Organismus, von dem es sich durch die Gliederung seiner Schreitbeine, hauptsächlich aber durch das noch nicht ausgebildete letzte Extremitätenpaar unterscheidet. Außerdem gehen im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium ziemlich starke Veränderungen in der Lage einiger Extremitäten vor sich. So standen die Extremitäten des ersten Paares früher mit ihrer Basis ziemlich weit auseinander:

sie lagen über dem Schnabel, dabei aber auch seitlich von seiner Basis. Diese ihre Anordnung wies gewissermaßen auf die Herkunft der p^1 von Abdominalfüßen hin. Auf dem fünften Stadium sind die Insertionsstellen des ersten Extremitätenpaares ganz auf dem Rücken verlagert, wo sie sich einander an der dorsalen Medianlinie nähern und unmittelbar über der Schnabelbasis liegen, statt zu beiden Seiten derselben.

Natürlich werden bei einer derartigen Wanderung auch die entsprechenden Ganglien, d. h. die Ganglien der Schlundcommissuren, von den Extremitäten mit nach oben fortgezogen; in der Tat treten die soeben genannten Ganglien in innige Verbindung mit dem Gehirn.

Die Verlagerung der p^1 mußte aber auch eine Wirkung auf die Lage der darauffolgenden Extremitätenpaare, d. h. die Rudimente der p^2 und p^3 ausüben.

Von den p^3 bleibt auf dem fünften Stadium keine Spur mehr übrig, so daß es nicht möglich ist, über eine Verlagerung der entsprechenden Stellen der Körperoberfläche zu urteilen. Die p^2 haben im Gegenteil wie früher das Aussehen kleiner Auswüchse (Textfig. 86), aber diese letzteren liegen jetzt nicht mehr zu beiden Seiten der Schnabelbasis, an der Ventralseite des Körpers, sondern werden beträchtlich dorsalwärts verlagert. Wir können demnach sagen, daß die ganze Region des Körpers, welche die drei ersten Extremitätenpaare trägt, in der Richtung nach vorn und oben verlagert wird.

Der Schnabel nimmt seine definitive cylindrische Gestalt an. Die Extremitäten p^4—p^6 sind wohlgegliedert. Hinter den drei Paaren der ihnen entsprechenden Ganglien bemerkt man noch zwei Ganglienpaare. Das vordere derselben gehört dem Segment der p^7 an; das sehr kleine hintere Ganglienpaar stellt die Abdominalganglien dar. Bemerkenswerte Veränderungen bietet die Lage des Hinterleibs, welcher nunmehr wohl differenziert ist, sowie die Lage der Anlagen der p^7. Auf dem vierten Stadium lagen die Extremitäten des siebenten Paares genau in einer Ebene mit dem Hinterleib, zu dessen Seiten. Jetzt verschieben sie sich nach der Unterseite des Körpers und treffen mit ihrer Basis unterhalb des Hinterleibs zusammen, wobei sie letzteren nach der Dorsalseite zu verdrängen (die Verlagerung des Hinterleibs ist so beträchtlich, daß der Hinterleib, bei der Betrachtung der Larven des fünften Stadiums von der Ventralseite, gar nicht mehr zu sehen ist). Eine derartige Wanderung der Anlagen der p^7 wird man mit großer Wahrscheinlichkeit als durch die etwas früher beschriebene Verlagerung der p^1 hervorgerufen ansehen können. Indem die Extremitäten des ersten Paares sich nach vorn und oben verschieben,

ziehen sie dadurch auch alle übrigen Extremitäten des Körpers mit sich fort; mit andern Worten, die Einbuße des früheren Gleichgewichtszustandes an einem Punkt des Körpers macht sich sofort auch an allen andern Punkten desselben bemerkbar, die am entferntesten liegenden nicht ausgeschlossen.

Die Extremitäten des siebenten Paares sind auf dem hier beschrie-



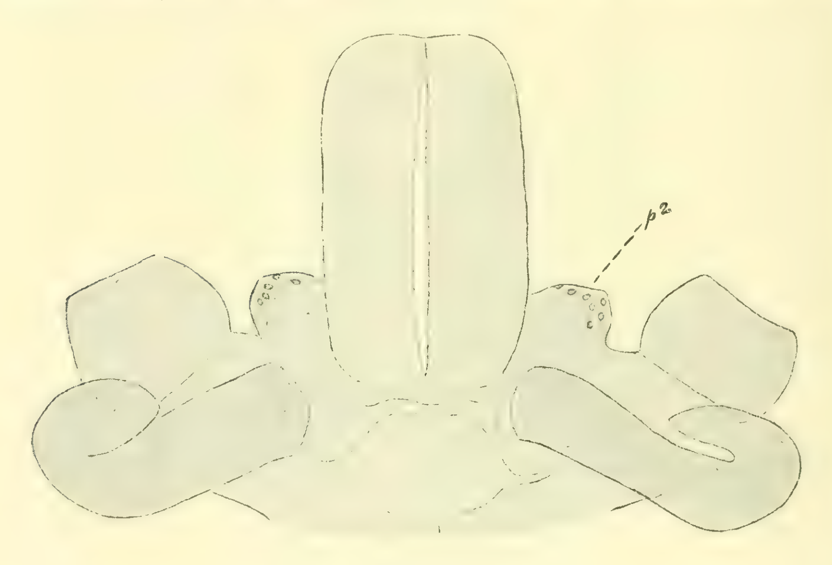
Textfig. 87.

Anoplodactylus petiolatus. Larve des V. Stadiums. Auftreten der Anlagen der p^3. Oc. 4; Object. Nr. 3. Reichert.

benen Entwicklungsstadium noch sehr kurz und nicht gegliedert; im Gegensatz zu den analogen Entwicklungsstadien der übrigen Extremitäten zeigen sie (wie dies schon von Loman, 1907, angegeben worden ist) keine Krümmung ihrer Enden nach der Ventralseite des Körpers, sondern sie sind horizontal ausgestreckt. Auf dem soeben beschriebenen Entwicklungsstadium verläßt die Larve ihren Wirt und geht in den freilebenden Zustand über.

Das Studium einer großen Anzahl von Larven zeigt, daß auf dem fünften Entwicklungsstadium auch die sekundäre Anlage der p^3 vor sich geht (Textfig. 87). Die Extremitäten des dritten Paares wachsen dicht an der Basis der p^4 hervor, in Gestalt zweier kleiner Vorsprünge, welche an ihrem Gipfel stark abgestumpft sind. Nachdem die Larve den in der Textfig. 87 dargestellten Zustand erreicht hat, macht sie eine Häutung durch und erreicht nunmehr das

Stadium VI (Textfig. 88). Nunmehr ist auch das letzte, siebente Extremitätenpaar der Larve in Glieder zerlegt. Die Extremitäten des



Textfig. 88.
Anoplodactylus petiolatus. Vorderende einer Larve des VI. Stadiums. Oc. 4; Object. 8 mm.

dritten Paares haben sich stark in die Länge gestreckt und die charakteristische, schon von Dohrn vermerkte Krümmung erfahren, sind aber noch nicht gegliedert. Sie sind vollkommen glatt, ohne Dornen, Krallen und blattförmige Borsten. Vor und über ihnen liegen die Rudimente der p^2 in Gestalt zweier kleiner Vorsprünge. Um ihre Metamorphose zu beendigen, braucht eine solche Larve nur noch sich zu häuten und gegliederte p^3 zu erhalten.

Indem ich die Beschreibung der Metamorphose von *Anoplodactylus* und *Phoxichilidium* beschließe, halte ich es für angebracht, einige Mitteilungen über den Charakter der parasitischen Lebensweise der Larven dieser Pantopodengattungen zu machen.

Die Larven von *A. pygmaeus* werden, wie schon gesagt, in der

Gastralhöhle der Hydranten von *Obelia* angetroffen. Fast immer enthält der infizierte Hydrant eine einzige Larve; es wurden indessen auch Exemplare mit zwei und sogar mit drei Parasiten angetroffen. Diese letzteren können verschiedenen Altersstadien angehören, so daß ein und derselbe Hydrant offenbar mehrere Male infiziert worden war.

Die Lage der Larve innerhalb der *Obelia* ist (namentlich von dem vierten Stadium der Metamorphose angefangen) eine ganz bestimmte: der Parasit ist mit seinem Vorderende der Basis des Hydranten zugewendet (Taf. XXII, Fig. 6). Die gleiche Lage nehmen auch die von Hallez (1905) im Innern von *Boguainvillea*-Polypen angetroffenen Larven von *Phoxichilidium* ein. Die Beständigkeit in der Lage der Larven erklärt der französische Forscher in sehr glaubwürdiger Weise durch den Vorteil, welcher der Larve bei dem Aussaugen der Nahrung aus dem Gastrovascularsystem einer Hydroidpolypenkolonie, durch eine solche Lage erwächst.

Wie dies schon aus den Arbeiten von Semper (1874), Hallez (1905) u. a. m. bekannt geworden ist, erleiden die infizierten Hydrauthen gewisse Veränderungen ihres Baues. So wird ihr Körper stark hypertrophiert, während die Tentakel teilweise oder gänzlich atrophieren. Irgendwelche besonderen Veränderungen in dem histologischen Bau des die Gastralhöhle solcher infizierter Polypen auskleidenden Entoderms habe ich nicht bemerken können. Das nicht selten beobachtete Flacherwerden der Entodermzellen wird, wie dies leicht zu begreifen ist, durch das intensive Wachstum des Parasiten und den durch letzteren dabei auf die Wandungen der Gastralhöhle ausgeübten Druck erklärt.

Von besonderem Interesse ist die bei *A. pygmaeus* auftretende Erscheinung des fakultativen Ectoparasitismus. Soviel mir bekannt, ist diese Erscheinung bis jetzt noch niemals von irgend jemandem beschrieben worden. Das Wesen der betreffenden Erscheinung besteht darin, daß das Eindringen in das Innere der *Obelia*-Hydranten für die sechsfüßigen Larven von *A. pygmaeus* zu deren weiteren Entwicklung durchaus nicht unbedingt erforderlich erscheint. Etwa 5—10% aller Larven, welche sich an den Hydranten festgeheftet haben, gelangen nicht in deren Gastralhöhle, sondern bleiben an dem Hydrant hängen und machen ihre ganze Metamorphose in dieser Lage durch (Taf. XXII, Fig. 7). Solche Larven klammern sich mit ihren Scheren fest an den Körper des Hydranten an und saugen vermittels ihres Schnabels Nahrung aus dem Wirtstier. Ob das Ende des Schnabels dabei in die Mundöffnung des Polypen hineingeschoben wird, kann ich nicht mit

Sicherheit angeben. Ich habe Larven der verschiedenartigsten Altersstadien im ectoparasitischen Zustande angetroffen.

Man könnte a priori voraussetzen, *A. pygmaeus* stelle eine Art dar, welche uns die Art und Weise offenbart, wie die Pantopodenlarven von der räuberischen Lebensweise und dem Ectoparasitismus zum Endoparasitismus übergehen. In Wirklichkeit verhält sich die Sache aber anders. Die ectoparasitischen Larven von *A. pygmaeus* sehen in bezug auf alle Einzelheiten ihres Baues ihren endoparasitischen Genossen durchaus ähnlich (Verkürzung der Schreitbeine, Fehlen der Augen, Zartheit der Cuticula); aus diesem Grunde muß die oben beschriebene Erscheinung als eine bloße Abweichung von dem gewöhnlichen Entwicklungstypus angesehen werden. Eine derartige Abweichung verdient indessen aus dem Grunde besondere Beachtung, weil sie uns auf die Möglichkeit eines sekundären Zurückkehrens der zu der Familie der Phoxichilididae gehörenden Larven zu einer ectoparasitischen oder vielleicht gar zu einer freilebenden Lebensweise hinweist.

Bezüglich der Larven von *Phoxichilidium* und *A. petiolatus* habe ich bereits mitgeteilt, daß diese Arten in Millport *Coryne eximia* zum Wirtstier haben. Die Larven befinden sich im Innern besonderer keulenförmiger Auftreibungen, welche an verschiedenen Stellen der Kolonie zerstreut liegen und auf einem dünnen Stiel sitzen. Die Bildung der erwähnten Anschwellungen ist schon mehrfach mit der Bildung der Gallen auf Pflanzen verglichen worden und ihr morphologischer Charakter wurde nach Hodge (1864) stets auf die nachstehende Weise erklärt: die Auftreibungen wurden für stark modifizierte Hydranten angesehen; Hodge (1864, S. 128) sagt sogar, daß die Cysten den Eindruck machten, als wären es unter der Einwirkung des in sie eingedrungenen Parasiten differenzierte Knospen der Kolonie, welche weder Mundöffnung noch Tentakel bilden und von der Theca eingehüllt bleiben.

Auf Grund meiner eignen Untersuchungen muß ich den erwähnten keulenförmigen Anschwellungen oder »Gallen« eine andre Bedeutung beilegen. Dieselben sind einfache seitliche Ausstülpungen des Stammes der *Coryne*-Kolonie, welche dadurch hervorgerufen werden, daß die in Hydranten geratenen Pantopodenlarven aus diesen längs dem Gastrovascularkanal in das Innere des betreffenden Astes der Kolonie gelangt sind, hier stecken bleiben und zu wachsen beginnen. An Größe zunehmend, ruft die Larve an dem Ast eine seitliche Vorwölbung hervor, die allmählich eine »gallen«-förmige Auftreibung bildet. Eine solche Bedeutung der Auftreibungen wird durch den Bau ihres Stielchens

(Textfig. 89) unbestreitbar nachgewiesen. Würde die Auftreibung eine differenzierte Knospe darstellen, so müßte ihr Stiel einen einfachen Seitenast des Cönosarcs enthalten; in Wirklichkeit dagegen habe ich im Innern des Stiels stets eine doppelte Krümmung des Cönosarcs angetroffen. Letztere kann, wie mir scheint, nur dadurch erklärt werden, daß sich die Larve anfangs im Innern des Stieles selbst (aber nicht der Knospe) befunden hatte; nachdem sie auf demselben eine seitliche Auftreibung gebildet hatte, zog sie die benachbarten (oberen und unteren) Bezirke des Cönosarcs passiv mit sich in die Auftreibung hinein. Die Höhle der »Galle« stellt demnach einen Teil der Höhle des Stammes der Kolonie dar, welcher eine Krümmung erfahren und eine Auftreibung gebildet hat.



Textfig. 89.
Cyste von *Phoxichilidium* an einem Zweige von Coryne.

Der Prozentsatz der infizierten Kolonien von *Syncoryne* war in Millport ein sehr beträchtlicher. Für gewöhnlich war fast eine jede Kolonie mit mehreren, häufig einem Dutzend und mehr rötlich-weißen Auftreibungen versehen. Die Dimensionen dieser letzteren variierten, wobei die größten »Gallen« die Größe eines Stecknadelkopfes erreichten.

Das Auskriechen der Larven des fünften Stadiums aus den »Gallen« ist schon früher von Hodge (1864) durchaus richtig geschildert worden Die den Parasiten enthaltende Auftreibung platzt an ihrem Gipfel und aus der so gebildeten Öffnung zeigt sich ein Beinpaar der Larve. Gewöhnlich sind dies die p^6, indem die Larve stets mit ihrem Hinterende dem Gipfel der Auftreibung zugewandt ist. Hierauf werden allmählich auch die übrigen Beinpaare frei und die aus der »Galle« ausgeschlüpfte Larve beginnt ihre Extremitäten langsam auszustrecken. Der oben erwähnte Unterschied in der Färbung der Larven gestattet es uns sofort zu entscheiden, ob wir eine Larve von *A. petiolatus* oder aber eine solche von *Phoxichilidium femoratum* vor uns haben.

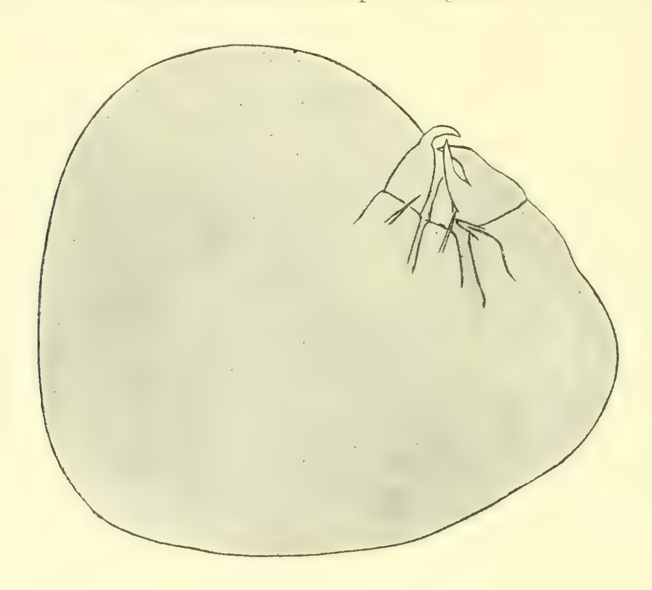
6. *Chaetonymphon spinosum.*

Die Larven dieser Art verlassen die Eischale, gleich den früher beschriebenen Formen, auf dem »Protonymphon«-Stadium, d. h. mit den drei vorderen Extremitätenpaaren versehen. Ihre Entwicklung ist indessen in der Hinsicht bemerkenswert, daß die Larven im Verlauf der gesamten Metamorphose unbeweglich mit Hilfe starker, von

den Drüsen des ersten Extremitätenpaares ausgeschiedener Spinnfäden an den p^3 ihres Erzeugers befestigt bleiben. Eine solche Entwicklungsweise wird durch den außerordentlich großen Dotterreichtum der Larven ermöglicht, indem die Ernährung und das Wachstum der festgehefteten Larven auf Kosten eben dieses Dotters vor sich geht.

Die Metamorphose von *Chaetonymphon* verläuft im großen ganzen in folgender Weise.

Das Stadium I (Textfig. 90), welches dem Moment des Ausschlüpfens der Larve aus dem Ei entspricht, gestattet es an der Larve



Textfig. 90.
Chaetonymphon. Larve des I. Stadiums. Oc. 4; Object. Nr. 3. Reichert.

einen ungefügen, fast vollständig mit Dotter angefüllten Körper mit drei Extremitätenpaaren an seinem Vorderende zu unterscheiden. Die Beine der Larve liegen anfangs dem Körper dicht an; späterhin breiten sie sich aus, sie beginnen sich zu krümmen und zu strecken, und das Tier nimmt die auf der Fig. 20 der Taf. XVIII abgebildete Gestalt an. Ihrem Bau nach sind die Larven von *Chaetonymphon* typische sechsfüßige Larven. Einige Abweichungen in der äußeren Gestaltung werden durch das Vorhandensein der großen Menge Dotters hervorgerufen. Das hintere Körperende (welches bei den sechsfüßigen Larven nur sehr schwach entwickelt ist) wird infolge Überfüllung mit Dotter zu einem riesigen Sack aufgetrieben. Es sind auch gewisse Eigentümlichkeiten

in der inneren Organisation zu bemerken, welche augenscheinlich durch die verhältnismäßig bedeutenden Dimensionen der Larven von *Chaetonymphon* (etwa 1 mm Länge) hervorgerufen werden. Diese Eigentümlichkeiten (bei denen wir weiter unten länger verweilen wollen) bestehen darin, daß viele für gewöhnlich einzellige innere Organe, bei den Larven der hier beschriebenen Art aus vielen Zellen bestehen.

Die Extremitäten der Larven haben die gewöhnliche Gestalt; die p^1 sind mit einem kurzen Spinndorn versehen, aus dem stets ein dicker und sehr fester Spinnfaden nach außen hervorragt. Dies erklärt den Umstand, daß es immer sehr schwer fällt, die Larven von dem elterlichen Körper abzulösen, an welchem sie sich mit Hilfe ihrer Fäden befestigen.

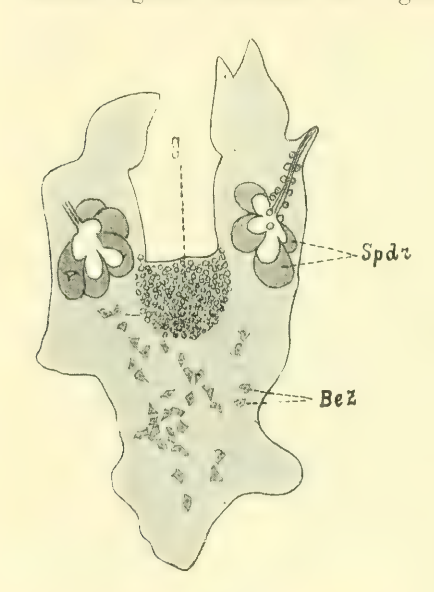
Der Schnabel ist kurz, verhältnismäßig schwach entwickelt und auf der Dorsalseite von dem über ihn herüberhängenden vorderen Teil des Rumpfes völlig verdeckt. Der größte Teil des Körpers ist von einer enormen Dotteranhäufung, oder mit andern Worten, von der Mitteldarmanlage angefüllt. Letztere gibt nach vorn zwei stumpf endigende Fortsätze ab, welche bis zur Basis der p^1 reichen; es sind dies die späteren vorderen Darmdivertikel. Die Dottermasse ist in zahlreiche, ziemlich große Bezirke von runder oder vieleckiger Gestalt zerlegt. Die Grenze des Dotters tritt nach Färbung der Larven intra vitam mit Neutralrot sehr deutlich hervor; dabei nimmt der Dotter eine zarte himbeerfarbene Nuance an, während die verschiedenen Körnelungen in den Ectodermzellen, Drüsen, Muskeln u. a. m. ziegelrot gefärbt werden.



Textfig. 91.
Chaetonymphon. Querschnitt durch die p^1 auf dem Niveau der Spinndrüse. Oc. 4; Object. 4 mm.

Die Spinndrüsen sind sehr stark entwickelt. Die beträchtliche Dicke des von ihnen abgeschiedenen Fadens ist darauf zurückzuführen, daß eine jede Drüse bei *Chaetonymphon* nicht aus zwei, wie wir dies bei den früher beschriebenen Larven gesehen haben, sondern aus mehr Zellen besteht. Die Drüsenzellen (Textfig. 91 u. 92) haben eine birnförmige Gestalt und ihre dünnen Enden treten zusammen, um einen gemeinsamen Ausführgang zu bilden. Derjenige Teil einer jeden Zelle, welcher dem Übergang in den Kanal am nächsten liegt, ist von einer Höhlung eingenommen. Bisweilen kann man deutlich erkennen (Text-

fig. 91), wie aus dem plasmatischen Teil der Zelle nach dem Ausführgang Bündel feinster Fädchen hinziehen, welche ein Produkt der Zelle darstellen. Der Ausführgang der Drüse (Fig. 92) ist von kleinen Zellen futteralartig umgeben, welche seine chitinöse Auskleidung abscheiden; außerdem kann man auch an der Peripherie der Drüse selbst zahlreiche Belagzellen erkennen. Soweit man auf Grund der Arbeit von Hoek (1881), sowie auch der außerordentlich mangelhaften Beschreibung und den Abbildungen von Meinert (1899) urteilen kann, sind Spinndrüsen von analogem Bau auch bei einigen Vertretern der Gattung *Nymphon* zu finden; hierher gehören augenscheinlich *Nymphon longicoxa* Hoek, *N. grossipes* Fabr. und *N. elegans* Hans.



Textfig. 92.

Chaetonymphon. Frontalschnitt durch eine Larve. *g*, oberes Schlundganglion; *Spdr*, Spinndrüse; *Blz*, Blutzellen. Oc. 8; Object. 8 mm.

Eine Färbung der Spinnfäden intra vitam durch Neutralrot, Methylenblau u. a. Färbemittel ist erfolglos; an fixiertem Material färben sie sich dagegen auf das beste durch Eosin und viele andre Färbemittel.

Hautdrüsen sind vorhanden, lassen sich aber durch Neutralrot nicht differenzieren, weshalb ihre Lage nur auf Grund der äußeren Drüsenausmündungen festgestellt werden kann, welche von zwei niederen chitinösen Lippen eingefaßt sind. Es ist mir gelungen an dem Körper der sechsfüßigen Larven folgende Hautdrüsen nachzuweisen: erstens sechs Paar Drüsen, welche an der Ventralseite des ersten und zweiten Gliedes einer jeden Extremität liegen (Taf. XVIII, Fig. 20); zweitens zwei Paar Drüsen an den Seiten des Körpers, über der Basis der p^2 und p^3. Es ist indessen sehr wahrscheinlich, daß noch andre Hautdrüsen vorhanden sind, welche meiner Aufmerksamkeit entgingen.

Es muß hervorgehoben werden, daß ich bei *Chaetonymphon*, trotz der genauesten Untersuchung, keine Scherendrüsen entdecken konnte. Sollte es sich bestätigen, daß diese Drüsen auch bei den Larven andrer Arten fehlen, welche ihre Metamorphose auf dem Körper des Erzeugers durchmachen (so z. B. bei *Boreonymphon robustum*), so würde in diesem

Falle eine Abhängigkeit dieser Drüsen von der Lebensweise der Larve zutage treten; man könnte dann annehmen, daß diese Drüsen sich nur bei den Larven vorfinden, welche eine mehr oder weniger selbständige Lebensweise führen, und daß sie wahrscheinlich Verteidigungsorgane darstellen.

Das Nervensystem der Larven weist keine interessanten Züge auf. Es ist ein oberes Schlundganglion von paarigem Ursprung vorhanden, mit zwei kleinen, über denselbem liegenden Augen. Diese Augen haben gleich denen der Larven von *Nymphon strömii* u. a. m. das Aussehen zweier pigmentierter, mit ihrer Basis einander zugewandter Becher; diese Becher berühren einander indessen im Gegensatz zu den früher beschriebenen Formen nicht, sondern sie sind durch einen hellen Zwischenraum voneinander getrennt.

Außer dem oberen Schlundganglion finden wir bei den Larven noch Schlundcommissuren, ein großes doppeltes Ganglion, welches Nerven zu den p^2 und p^3 aussendet, und die paarige Anlage eines dem Segment der p^4 angehörigen Ganglions (Taf. XVIII, Fig. 20). Entsprechend dem doppelten Charakter des ersten Bauchganglions, liegen unter demselben zwei Paare von Ventralorganen.

Die Leibeshöhle ist nur sehr schwach entwickelt, indem der Dotter fast überall der Hypodermis dicht anliegt; nur im Innern der p^1 und namentlich unter dem oberen Schlundganglion und um dasselbe herum finden sich einigermaßen beträchtliche Bezirke der Leibeshöhle. In der circumcerebralen Leibeshöhle befinden sich erstens die excretorischen Zellen der Larven und zweitens kleine Zellen mesodermalen Ursprungs, welche den in der Leibeshöhle der *Ammothea*-Larven (nach MEISENHEIMER, 1902) und der *Nymphon*-Larven zerstreut liegenden Zellen ähnlich sind.

Die excretorischen Zellen bilden zwei Gruppen, welche seitlich von den Augen, über den hinteren Enden der Spinndrüsen gelegen sind. Eine jede der Gruppen besteht aus fünf Zellen. Letztere können recht leicht daran erkannt werden, daß sie große kugelförmige Einschlüsse und eine Menge kleiner, mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin stark färbbarer Concretionen enthalten (Taf. XVIII, Fig. 22).

Die in dem cerebralen Abschnitt der Leibeshöhle liegenden mesodermalen Zellen besitzen eine unregelmäßige Gestalt, einen augenscheinlich amöboiden Charakter und enthalten in ihrem Protoplasma sehr kleine körnige Einschlüsse. Sie sind an der erwähnten Stelle sehr zahlreich (Textfig. 92), weshalb man den Eindruck erhält, als befände

sich hier ihr Stapelplatz, von wo die Zellen, bei der späteren Vergrößerung der Körperhöhle, sich nach andern Teilen dieser letzeren begeben.

Wenn die sechsfüßigen Larven von *Chaetonymphon* aus dem Ei schlüpfen, verlassen sie dasselbe nicht sofort: die Eischale umgibt die Larve bisweilen noch recht lange Zeit hindurch (bis zur dritten Häutung), wobei die Larve nur ihr Vorderende ihr aushervorstreckt (Taf. XVIII, Fig. 21). Gewöhnlich ist der Körper der Larve in solchen Fällen von einer ganzen Reihe dünner Hüllen umgeben, von denen die äußerste der Eischale entspricht, während die inneren den Larvenhäuten entsprechen.

Es ist mir nicht gelungen, die Zahl der Häutungen festzustellen, welche die Larve während ihrer ferneren Entwicklung durchmacht; aus diesem Grunde habe ich die Einteilung der Metamorphose in Stadien willkürlich, unter Vergleichung mit der Entwicklung von *Phoxichilus* und *Ammothea* vorgenommen.

Das Stadium II (Taf. XVIII, Fig. 21) unterscheidet sich von den sechsfüßigen Larven ausschließlich durch das Auftreten der Anlagen der p^4. Letztere treten hinter der Basis der p^3 auf, in Gestalt zweier kegelförmiger, mit ihren Spitzen nach außen gerichteter Auswüchse.

Bei zunehmendem Wachstum und Ausbreitung der p^4 sind diese Auswüchse nicht mehr imstande die Cuticula der Larve zu heben und vorzustülpen und biegen sich daher mit ihren Enden einwärts, in der Richtung nach der ventralen Medianlinie. In dieser Stellung fahren die dem Körper dicht anliegenden und sich entwickelnden Extremitäten fort mit ihren Enden einander entgegen zu wachsen. Zwischen dem ersten und dem zweiten Stadium findet, so weit man dies aus der Fig. 21 der Taf. XVIII beurteilen kann, eine Häutung statt. Hierauf erfolgt eine zweite Häutung (oder vielleicht sogar deren zwei) und das Tier geht zu dem folgenden Zustande über; derartige Larven beziehe ich auf das

Stadium III. Die drei vorderen Extremitätenpaare der Larven dieses Stadiums bewahren annähernd ihre frühere Gestalt; die p^4 haben sich stark in die Länge gestreckt, sie haben sich an ihrem Ende zugespitzt und ragen frei zu beiden Seiten des Körpers hervor. Man bemerkt an ihnen sogar schwache Einschnürungen, doch ist eine wirkliche Einteilung in einzelne Glieder noch nicht vor sich gegangen; auch die Krallen der p^4 haben sich noch nicht gebildet. Hinter den p^4 bemerkt man ein Paar kurzer Fortsätze, die Anlagen der p^5. Das dritte Entwicklungsstadium ist, abgesehen von andern Merkmalen, durch die Anlage des zweiten, hinteren Augenpaares gekennzeichnet.

Die Dottermenge in den Larven nimmt ab und an einigen Stellen wird der Dotter durch die Leibeshöhle von der Hypodermis getrennt. Der Darm sendet nunmehr ein Paar kurzer, dicht mit Dotter angefüllter Divertikel in die Basis der p^4.

Das Stadium IV (Textfig. 93) ist dadurch charakterisiert, daß die p^4 gegliedert sind (mit fünf Gliedern) und Krallen erhalten, daß die p^5 die Gestalt annehmen, welche die Extremitäten des vierten Paares auf dem vorhergehenden Stadium der Entwicklung hatten, und daß hinter ihnen das sechste Beinpaar in Gestalt kleiner Auswüchse auftritt. Der Schnabel und die drei ersten Extremitätenpaare erfahren keinerlei Veränderungen.



Textfig. 93.
Chaetonymphon. Larve des IV. Stadiums. Oc. 4; Object. 2. Leitz.

Aus der obigen Beschreibung geht hervor, daß die Metamorphose von *Chaetonymphon* einen äußerst allmählichen und regelmäßigen Charakter aufweist; ebenso allmählich verläuft auch die weitere Entwicklung. So werden auf dem

Stadium V (Textfig. 94) auch schon die Extremitäten des fünften Paares gegliedert (fünf Glieder) und sie erhalten Krallen; die p^6 strecken sich in die Länge und hinter ihnen werden die Anlagen des letzten Beinpaares bemerkbar; die p^4 werden siebengliederig.

In den p^2 und den p^3 löst sich der Inhalt von der Cuticula ab

und schrumpft zusammen, was auf eine Verringerung der Dimensionen dieser Extremitäten auf der nächstfolgenden Entwicklungsstufe schließen läßt.

Das Stadium VI (Textfig. 95) wird sehr häufig angetroffen und stellt vielleicht eine Pause in der Entwicklung dar. Es entspricht demjenigen Entwicklungsstadium der beiden vor *Chaetonymphon* beschriebenen Pantopodengattungen, auf welchem das junge *Phoxichilidium* oder der junge *Anoplodactylus* den Hydroidpolypen verläßt, der



Textfig. 94.

Chaetonymphon. Larve des V. Stadiums. Oc. 4; Object. 2. Leitz.

ihm früher zur Unterkunft gedient hatte. Das Tier verfügt über drei Paare wohl entwickelter und gegliederter Schreitbeine (die p^4 aus sechs, die p^5 aus acht und die p^6 aus fünf Gliedern bestehend), während das vierte Paar derselben (die p^7) seitlich von dem deutlich differenzierten Hinterleib in Gestalt zweier verhältnismäßig kurzer Anhänge horizontal nach hinten starrt. Letztere sind zu Beginn des sechsten Entwicklungsstadiums noch vollständig ungegliedert, während sie gegen deren Ende zu eine Ringseinschnürung aufweisen (Textfig. 95). Ziemlich starke Veränderungen erleiden die ersten drei Extremitätenpaare. Die Extremitäten des ersten Paares (p^1) bedecken sich mit zahlreichen Dörnchen, Börstchen und Zähnchen (an den Innenflächen

beider Scherenarme), verlieren aber dafür ihre Spinndorne. Im Innern der p^1 sind indessen noch Überreste der Zellen dieser Drüsen zu sehen. Die vorderen Darmdivertikel wachsen während der Dauer des sechsten



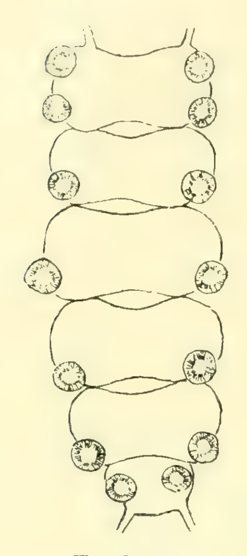
Textfig. 95.

Chaetonymphon. Larve des VI. Stadiums. *Gg.* oberes Schlundganglion; *Spdr.* Reste der Spinndrüse. Oc. 4; Object. 2. LEITZ.

Entwicklungsstadiums immer tiefer in die p^1 hinein und reichen bis zum distalen Ende ihres ersten Gliedes.

Die p^2 und p^3 unterliegen einer partiellen Reduktion, welche darin zutage tritt, daß die betreffenden Extremitäten kleiner werden, und daß die Einschnürung zwischen ihrem ersten und zweiten Gliede sich

verwischt; das dritte Glied der p^2 und p^3 bleibt in Gestalt einer kleinen Endkralle bestehen. Das dritte Extremitätenpaar nimmt mehr an Größe ab, als das zweite.

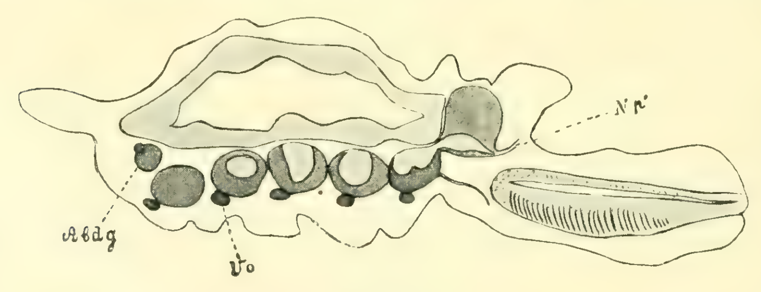


Textfig. 96.
Chaetonymphon. Bauchnervenstrang und Ventralorgane einer Larve des VI. Stadiums. Oc. 4; Object. Nr. 3. REICHERT.

Der Darm der Larve nimmt in vielen Hinsichten seine definitive Gestalt an. So besitzt er nunmehr die volle Anzahl von Divertikeln, und zwar fünf Paare derselben (welche den p^1 und den p^4—p^7 entsprechen). Ferner erwirbt die Larve einen Anus und einen Enddarm, welcher durch eine tiefe Einstülpung des Epithels zustande kommt. Der centrale Teil des Darmes ist noch dicht mit Dotterklumpen angefüllt; in den Divertikeln des Darmes befindet sich dagegen ein ziemlich weites Lumen, welches von einer dicken plasmatischen Wand begrenzt wird. In dem Protoplasma der Wandungen liegen an vielen Stellen große Dotterkugeln eingeschlossen; letztere können auch frei im Lumen der Divertikel liegen, wo sie einer langsamen Verdauung unterliegen.

In inniger Verbindung mit dem Nervensystem der Larven stehen besondere, von MORGAN (1891) entdeckte Gebilde, welche von diesem Autor als Ventralorgane bezeichnet wurden.

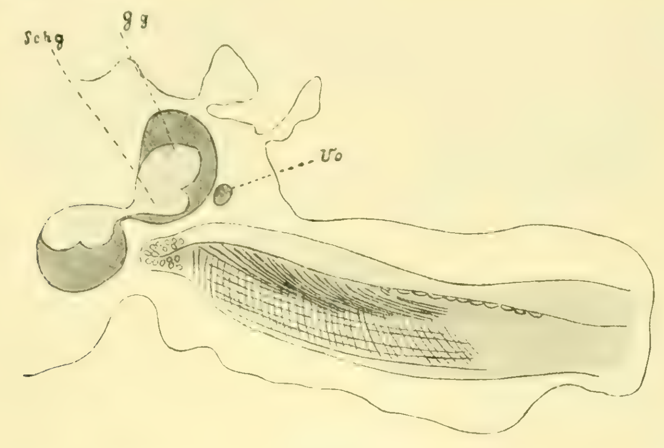
Ein jedes Ventralorgan tritt zu Beginn seiner Bildung in Gestalt einer schwachen Einstülpung der Hypodermis auf, welche mit der



Textfig. 97.
Chaetonymphon. Sagittalschnitt durch eine Larve. *Abdg*, Abdominalganglion; *Np*, Nerv des ersten Extremitätenpaares; *Vo*, Ventralorgane. Oc. 4; Object. 16 mm.

Anlage des entsprechenden Ganglions in inniger Verbindung steht. Je weiter sich das Ganglion von der Hypodermis entfernt und je tiefer

es in die Körperhöhle hereinsinkt, um so tiefer wird die erwähnte Einstülpung, welche sich zu einem einschichtigen zelligen Bläschen verschließt, das zwischen dem Ganglion und der Hypodermis in der Körperhöhle liegt (Textfig. 97 u. 98).



Textfig. 98.

Chaetonymphon. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil der Larve. *Gg*, oberes Schlundganglion; *Schg*, Ganglion der Schlundcommissuren mit dem entsprechenden Ventralorgan (*Vo*). Oc. 8; Object. 16.

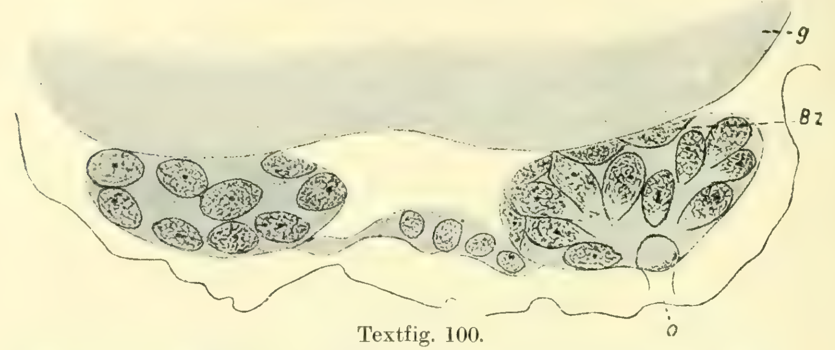


Textfig. 99.

Chaetonymphon. Querschnitt durch ein Paar von Bauchganglien mit deren entsprechenden Ventralorganen. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Bis jetzt sind Ventralorgane in der Literatur über die Entwicklung der Pantopoden nur von Morgan (1891) erwähnt worden, da Meisenheimer (1902) derartige Organe bei den Larven von *Ammothea* nicht gefunden hat. Morgan kannte nur die Ventralorgane der Bauchnervenkette. Die Ventralorgane des Gehirns und der Schlundcom-

missuren sind von mir entdeckt worden. Die ersteren liegen über dem Gehirn (Textfig. 103) während letztere vor den Ganglien der Schlund-



Textfig. 100.

Chaetonymphon. Schnitt durch den unteren Teil eines Bauchganglions und zwei Ventralorgane; *g*, Ganglion; *Bz*, Belagzelle; *o*, Öffnung des Ventralorgans. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

commissuren angeordnet sind (Textfig. 98). Die Ventralorgane der Rumpfganglien (Fig. 99—102) wurden von mir schon früher beschrieben (Dogiel, 1911). Über die Bedeutung der Ventralorgane werde ich in dem allgemeinen Teil meiner Arbeit sprechen.



Textfig. 101.

Chaetonymphon. Querschnitt durch ein Bauchganglion (*g*) mit dessen Ventralorgan (*vo*); *vst*, Vereinigungsstelle dieses letzteren mit dem Ganglion. Oc. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Das Stadium VII (Textfig. 104) habe ich leider nur sehr selten angetroffen, so daß ich bezüglich seiner über recht spärliche Angaben verfüge. Das nunmehr zu beschreibende Stadium ist von dem vorhergehenden durch eine Häutung geschieden. Die ersten drei Paare von Schreitbeinen (p^4—p^6) besitzen bei den Larven des siebenten Stadiums bereits die definitive Zahl von Gliedern; auch die p^7 sind gegliedert, bestehen aber aus nur fünf Gliedern. Im Vorderende des Larvenkörpers bemerken wir nachstehende, sehr interessante Veränderungen. Die Extremitäten

des dritten Paares werden noch kleiner, als sie auf dem sechsten Stadium waren und verwandeln sich in zwei kleine konische Auswüchse.

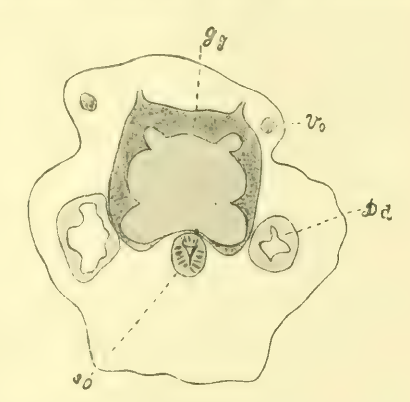


Textfig. 102.

Chaetonymphon. Querschnitt durch das obere Schlundganglion (*g*) und das Auge (*A*); *vst*, Vereinigungsstelle dieses letzteren mit dem Ganglion.

Die p^2 dagegen strecken sich stark in die Länge und erreichen mit ihren vorderen Enden fast den Gipfel des Schnabels. Auf der nächsten Entwicklungsstufe beginnt, wie wir gleich sehen werden, auch die Einteilung der p^2 in Glieder.

Die Entwicklungsgeschichte von *Chaetonymphon* ermöglicht es uns demnach, die strittige und vielfach besprochene Frage in endgültiger Weise zu beantworten, ob die definitiven p^2 und p^3 der erwachsenen Pantopoden den embryonalen Beinen der sechsfüßigen Larve entsprechen, oder ob sie eine Neubildung darstellen. Unter Berücksichtigung des Schicksals der p^2 bei den Larven von *Chaetonymphon* während der Metamorphose kann man sich mit Sicherheit dahin aussprechen, daß die definitiven Extremitäten unmittelbar aus

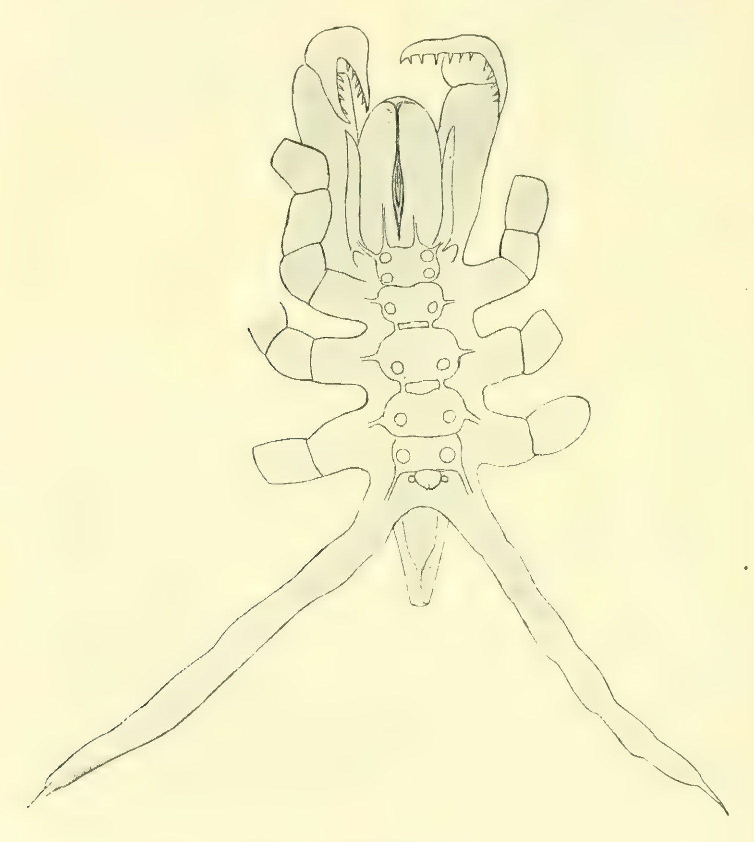


Textfig. 103.

Chaetonymphon. Querschnitt durch eine Larve auf dem Niveau des oberen Schlundganglions (*gg*) und seiner Ventralorgane (*Vo*). *Oe*, Oesophagus; *Dd*, Darmdivertikel der p^1. Oc. 4; Object. 16 mm.

den embryonalen hervorgehen. Bezüglich der p^2 muß dies als bedingungslos erwiesen gelten, allein natürlich muß die Herkunft der p^3 die gleiche sein, was, wie ich annehmen darf, auch die Vertreter der von mir widerlegten Auffassung zugeben werden.

Ein älteres Entwicklungsstadium, als das soeben beschriebene, habe ich in zwei Exemplaren untersucht. Wegen der Unzulänglichkeit



Textfig. 104.
Chaetonymphon. Larve des VII. Stadiums.

des Materials wage ich mich nicht darüber auszusprechen, ob dieses achte Stadium in der Tat durch eine Häutung von dem siebenten getrennt ist, oder nicht.

Das achte Stadium ist dadurch charakterisiert, daß die p^7 ihre definitive Gestalt annehmen und die p^2 in fünf Glieder zerfallen. Was die p^3 betrifft, so erfahren diese Extremitäten keinerlei Veränderungen,

d. h. sie bleiben in Gestalt kleiner Auswüchse bestehen. Die Larven des achten Stadiums unterscheiden sich demnach von den erwachsenen Individuen nur dadurch, daß das dritte Extremitätenpaar seine volle Entwicklung noch nicht erreicht hat. Larven des siebenten und achten Stadiums habe ich schon von ihrem Erzeuger abgelöst und frei auf den Algen herumkriechend angetroffen.

Zum Beschluß der Beschreibung der Metamorphose von *Chaetonymphon* kann noch ausgesprochen werden, daß diese Gattung sich durch die außerordentliche, deutlich ausgeprägte Gradation, und wenn ich so sagen darf, die besondere Regelmäßigkeit ihrer Entwicklung ausgezeichnet ist.

Die Organogenese der Larven.

Die wichtigsten Grundzüge in der Bildung verschiedener Organsysteme sind von mir schon bei der Besprechung der Metamorphose der verschiedenen Arten angehörenden Larven besprochen worden, weshalb ich mich in dem gegenwärtigen Kapitel nur bei folgenden drei Fragen aufhalten werde: bei der Bildung des postembryonalen Mesoderms, des Herzens und der Geschlechtsorgane.

Die Herkunft des Mesoderms in den Segmenten der Schreitbeine läßt sich nur sehr schwer feststellen. Ich habe schon mehrfach auf das Fehlen irgendwelcher Vorräte undifferenzierter Mesodermelemente bei der sechsfüßigen Larve der Pantopoden hingewiesen, auf deren Kosten das Mesoderm der neuauftretenden Segmente entstehen könnte. Am ehesten (wenn auch nur auf Grund einer Analogie mit den Anneliden) hätte man erwarten können, derartige Mesodermanlagen am hintersten Körperende anzutreffen, von wo aus eine Abspaltung des Mesoderms der neuentstehenden Segmente in der Richtung nach dem Vorderende hin vor sich gehen könnte.

Wir finden indessen bei den Pantopoden nichts derartiges, was an Mesodermstreifen oder doch nur an deren Teloblasten erinnern würde. Das gesamte embryonale Mesoderm ist auf die Bildung der Muskeln, der amöboiden Blutzellen mit kleinen Concretionen und der mesenchymatösen Stränge verwendet worden, welche den Darm mit der Körperwand und dem Nervensystem verbinden. Allerdings neigt Meisenheimer (1902) zu der Annahme, daß gerade die oben erwähnten Blutzellen während der postembryonalen Entwicklung bei dem Aufbau des Herzens und vielleicht auch noch andrer Organe aufgebraucht werden. Ich muß mich indessen kategorisch gegen diese Auffassung aussprechen, welche den Tatsachen in keiner Weise entspricht. Erstens

habe ich in den Blutzellen niemals eine Tendenz zur Dedifferenzierung bemerken können, ohne welche eine Veränderung ihrer Funktion durch diese Zellen undenkbar ist. Zweitens verbleibt ihre Verteilung über den Körper während der ganzen Entwicklung stets eine durchaus gleichmäßige und bezieht sich nicht vorzugsweise auf die Region der Differenzierung neuer Segmente, d. h. auf das hintere Körperende. Nur in seltenen Fällen gelang es mir hinter den p^3 zwei kleine Zellhäufchen anzutreffen, welche zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie liegen. Vielleicht wird man eben in diesen Zellenanhäufungen die Anlagen der Mesodermstreifen erblicken müssen. Die meisten meiner Präparate sprechen indessen zugunsten der Annahme, daß keine gemeinsame Anlage des postembryonalen Mesoderms vorhanden ist, und daß das Mesoderm eines jeden Beinpaares selbständig, durch Proliferieren der Ectodermzellen der ventralen Körperseite zustande kommt.

Die Bildung der neuen Segmente erfolgt gewöhnlich auf nachstehende Weise. Die erste Anlage des Segments der p^4 ist schon bei der sechsfüßigen Larve in Gestalt eines paarigen Ganglions vorhanden, welches dem betreffenden Metamer entspricht.

Das Ectoderm nimmt auf dem Niveau der Ganglien und etwas hinter denselben an Dicke zu und wird mehrschichtig. Hierauf treten seitlich von den Ganglien und etwas hinter denselben an der Körperoberfläche zwei niedere Auswüchse auf, die Anlagen der p^4. Diese Auswüchse stellen Vorstülpungen des Ectoderms dar, doch ist das Innere der Vorwölbungen ziemlich dicht mit Zellen angefüllt, in denen wir die Anlage des Mesoderms des Segments der p^4 vor uns haben (Textfig. 105). Jede Anlage einer Extremität besteht in ihrer Basis aus einschichtiger Hypodermis, während der Gipfel der Ausstülpung durch eine mehrschichtige Anschwellung des Epithels gebildet wird. Durch Einwanderung eines Teiles der Zellen der erwähnten Anschwellung entsteht denn auch das Mesoderm der Extremität. Wie man aus der Textfig. 105 ersehen kann, befindet sich die Anhäufung von Mesodermzellen anfangs in innigem Zusammenhang mit dem Ectoderm, so daß es bisweilen schwer fällt, auch nur die Grenze zwischen beiden Keimblättern zu ziehen.

Das weitere Schicksal der mesodermalen Zellen, ihre Verwandlung in Muskeln u. a. m. habe ich nicht verfolgt.

Die Bildung des Herzens steht sowohl in bezug auf Zeit wie auch in andrer Hinsicht bis zu einem gewissen Grade im Zusammenhang mit der Anlage der Gonaden. Meine Beobachtungen über die Organogenese des Herzens und der Gonaden beziehen sich hauptsächlich auf

die Larven von *Chaetonymphon* und zum Teil auch von *Phoxichilus*. Vor allem ist die ungewöhnlich späte Anlage des Blutgefäß- und Genitalsystems bei den Pantopodenlarven hervorzuheben. Bei *Chaetonymphon* bezieht sich der Zeitpunkt ihrer halbwegs deutlichen Differenzierung auf das sechste Entwicklungsstadium; bei *Phoxichilus* beginnt der oben erwähnte Prozeß augenscheinlich etwas früher.

Bei den entoparasitischen Entwicklungsstadien von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* habe ich die Anlage des Herzens und der Gonaden ebenfalls nicht mehr beobachten können. Der Augenblick, wann die

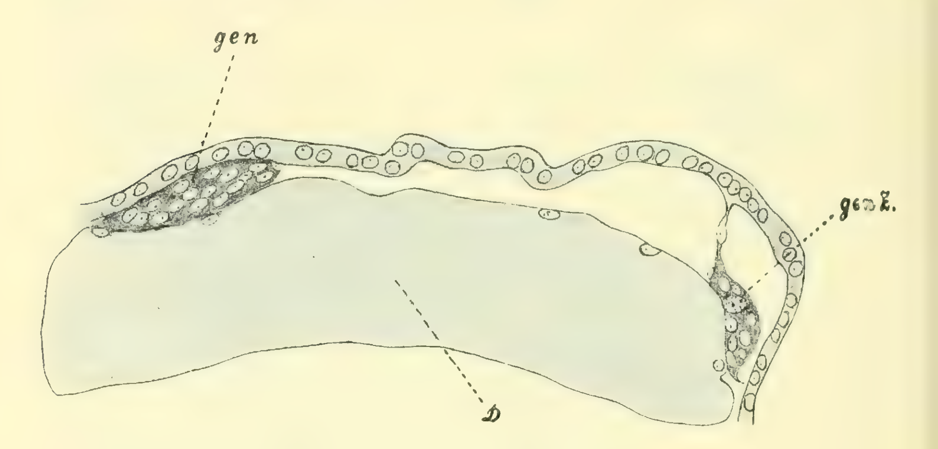


Textfig. 105.

Chaetonymphon. Querschnitt auf dem Niveau der p^4. *Am*, amöboide Kerne; *Blz*, Blutzellen; *end*, Entoderm; *g*, Ganglion des Segments der p^4; *mes*, Mesoderm; Ocul. 4; Object. 4 mm.

soeben erwähnten Anlagen deutlich sichtbar werden, fällt demnach, meinen Beobachtungen nach, mit dem sechsten Entwicklungsstadium von *Chaetonymphon* zusammen (Textfig. 95), welches schon Anlagen des letzten Extremitätenpaares aufweist. Das Herz entwickelt sich auf Kosten jener mesenchymatösen Stränge, welche, wie dies schon wiederholt erwähnt wurde, die Darmwand mit der Körperwand verbinden. Anfangs besitzen die mesenchymatösen Stränge eine unregelmäßige Anordnung und sie bilden ein sehr kompliziertes System von die Körperhöhle durchschneidenden dünnen Membranen, auf derem gesamtem Verlauf ovale Kerne zerstreut liegen. Der Darm ist durch solche Membranen nicht nur mit den Körperwandungen verbunden,

sondern auch mit den Ganglien der Bauchnervenkette. Späterhin verbinden sich in der oberen, dorsalen Körperhälfte alle Stränge zu zwei Paaren von längsgerichteten Membranen. Das obere und (in bezug auf die dorsale Medianlinie) innere Membranenpaar stellt die Wandungen des Herzens dar; das untere und äußere Paar spielt die Rolle einer Septe (»Septalmembran« von DOHRN), welche die Körperhöhle in eine ventrale und eine dorsale Hälfte einteilt (Textfig. 107 und Taf. XIX, Fig. 9). Die Herzmembranen sind mit ihren äußeren Rändern an der dorsalen Körperwand, die Septalmembranen dagegen an deren seitlichen Teilen



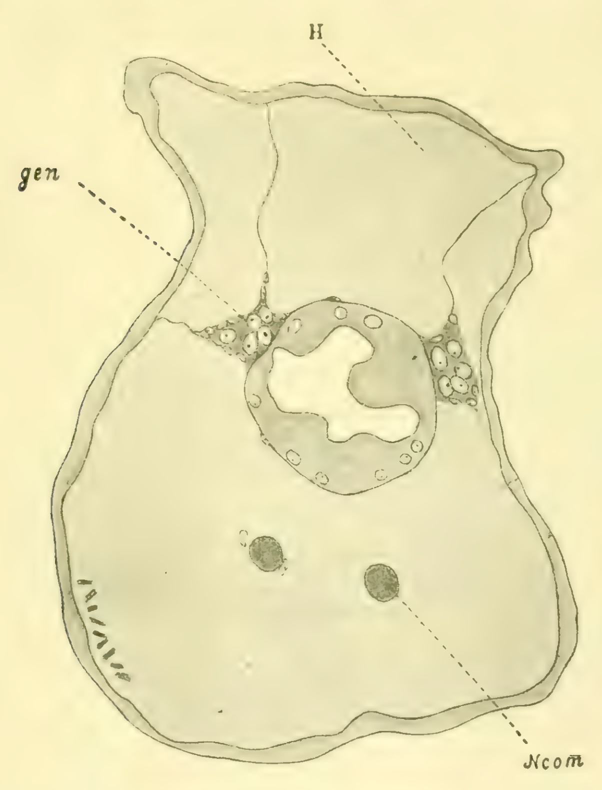
Textfig. 106.

Chaetonymphon. Teil eines Querschnittes durch die Larve (Dorsalhälfte). *gen*, Genitalanlage; *genz*, Genitalzelle; *D*, Dotter. Oc. 4; Object. 4 mm.

befestigt. Es muß hier bemerkt werden, daß auf allen Larvenstadien der Bau und die Herkunft der cardialen Membranen einerseits und der Septalmembranen anderseits, vollkommen die gleichen sind. Irgendwelche mesodermale Anlage, aus der das Herz hervorgehen würde, ist nicht vorhanden, und die Höhlung des Herzens ist ihrer Herkunft gemäß den übrigen Bezirken der larvalen Körperhöhle gleichwertig.

Den Bau der Herzwandungen erwachsener Pantopoden beschreibt DOHRN (1881, S. 58—59) in folgender Weise: das Herz besteht aus Ringmuskelfasern, deren Kerne in zwei parallelen Reihen zu beiden Seiten des Herzens angeordnet liegen. Außerdem sind diese Muskeln von außen mit einer bindegewebigen Membran umgeben, welche spärliche Kerne enthält; augenscheinlich findet sich auch auf der inneren Seite der Muscularis des Herzens eine dünne Membran, deren Herkunft DOHRN indessen nicht feststellen konnte.

Zu Beginn seiner Bildung entbehrt das Herz gänzlich einer Muscularis und besteht ausschließlich aus einer bindegewebigen Membran. In bezug auf die weitere Komplikation des Herzens besitze ich fast gar keine Angaben. Ich will nur darauf hinweisen, daß ich bei *Phoxichilus* auf dem Niveau der p^5 und p^6 in der Herzwand Verdickungen gesehen habe, welche darauf zurückzuführen sind, daß die Herzmembran an



Textfig. 107.

Chaetonymphon. Querschnitt durch eine Larve zwischen den p^4 und p^5. *Gen*, Genitalanlage; *H*, Höhle des Herzens; *Ncom*, Längsnervencommissuren. Oc. 4; Object. 4 mm.

den betreffenden Stellen gleichsam in zwei Schichten — eine äußere und eine innere — gespalten ist, zwischen welchen eine Schicht kleiner ovaler Kerne liegt (Textfig. 109). Man erhält den Eindruck, als drängen diese Kerne aus der Splanchnopleura oder in der Richtung von der Hypodermis herkommend in die Herzmembran ein. Bezüglich derartiger Bilder wird man die Vermutung aussprechen können, daß dieselben uns die Differenzierung der Herzwandung in die drei von

Dohrn beschriebenen Schichten demonstrieren, doch wage ich es nicht, auf einer derartigen Deutung der Textfig. 109 zu bestehen.

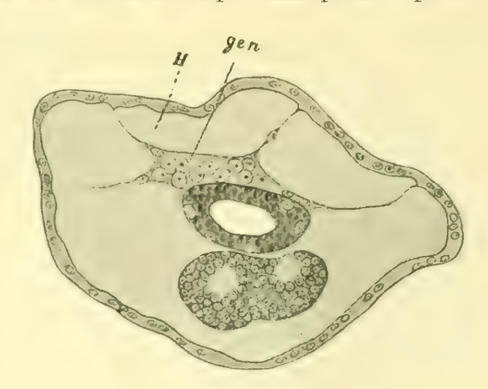
Die Gonaden entstehen bei *Phoxichilus* an der Stelle, wo die Querscheidewände an der Darmwand befestigt sind. Nachdem die Scheidewand den Darm erreicht hat, spaltet sie sich in zwei Schichten, eine obere und eine untere, welche sich dann, eine jede in selbständiger Weise, an dem Darm befestigen. Infolgedessen entsteht zwischen der Darmwand einerseits und den beiden obenbeschriebenen Schichten der Zwischenwand anderseits eine Höhlung, welche im Querschnitt eine annähernd dreieckige Gestalt besitzt (Taf. XIX, Fig. 9). In dieser Höhle nun treten die Geschlechtselemente auf. Bei *Chaetonymphon* ist die Gestalt dieser Höhle eine etwas andre (Textfig. 107), und zwar aus dem Grunde, weil die obere Schicht der zerspaltenen Zwischenwand nicht am Darm selbst, sondern an der äußeren Wand des Herzens befestigt ist.

Die ersten Anlagen der Gonaden habe ich bei *Chaetonymphon*-Larven des sechsten Stadiums gesehen (Textfig. 106); diese Anlagen haben das Aussehen zweier ovaler Zellengruppen, welche zwischen der dorsalen Körperwand und dem stark entwickelten Darm zusammengepreßt liegen. Die Mehrzahl der Kerne dieser Zellengruppen gleichen in Größe, Färbung und ihrer länglichen Gestalt noch den Kernen der Splanchnopleura und die in der Zwischenwand anzutreffenden Kerne; nur sehr selten (Textfig. 106, *Genz*) kann man zwischen ihnen die beträchtlich größeren Kerne der Genitalzellen entdecken. Die Genitalanlagen liegen hinter den p^4, zwischen diesem und dem darauffolgenden Extremitätenpaar. Bei Larven eines späteren, des siebenten Entwicklungsstadiums (Textfig. 107) ist eine Differenzierung der Kerne der Anlagen (die Grenzen zwischen den Zellen sind nicht zu erkennen) in Elemente von zweierlei Art deutlich zu erkennen; und zwar sind die einen Kerne klein, werden von Kernfarben intensiv gefärbt und liegen an der Peripherie der Anlagen, indem sie allem Anschein nach die Kerne beider Schichten der Zwischenwand darstellen. Außerdem liegt in der von der Darmwand und den Schichten der Zwischenwand begrenzten Höhle ein Häufchen von viel größeren, schwach färbbaren Genitalkernen, in denen nicht selten Mitosen zu bemerken sind.

Woher die geschlechtlichen Zellenkomplexe zuerst ihren Ursprung nehmen, kann ich nicht mit voller Sicherheit angeben. Am wahrscheinlichsten scheint mir ihre Differenzierung aus der Splanchnopleura, d. h. aus den Mesodermzellen, welche den Darm in Gestalt eines spärlichen Netzes umkleiden. Eine andre Quelle für die Her-

kunft der Genitalelemente kann es meiner Ansicht nach nicht geben. Ich habe Genitalanlagen mit ganz besonderer Sorgfalt bei den sechsfüßigen Larven verschiedener Pantopoden gesucht, konnte solche aber nirgends entdecken. Die einzigen Zellen, auf welche ihrer beträchtlichen Dimensionen und ihrer beständigen Lage wegen ein diesbezüglicher Verdacht fallen könnte, sind die beiden excretorischen Zellen. Allein die excretorischen Zellen bleiben selbst auf solchen Entwicklungsstadien in unveränderter Gestalt bestehen, wo schon deutlich angelegte Gonaden vorhanden sind, wodurch jeglicher Zusammenhang derselben mit dem Genitalapparat widerlegt wird. Anderseits liegen die Genitalzellen von allem Anfange an der Darmwand dicht an, was zugunsten ihrer Herkunft von den Zellen der Splanchnopleura spricht.

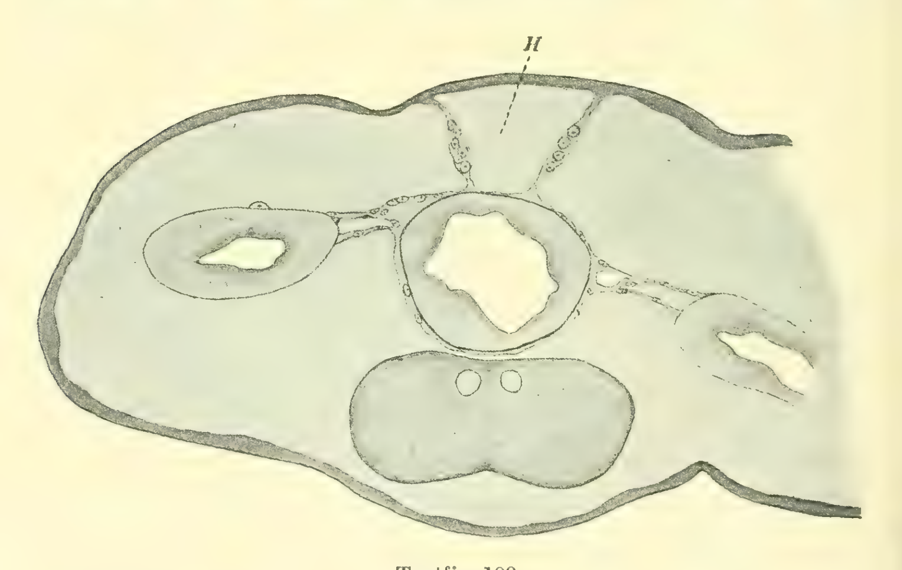
Bei *Phoxichilus* entspricht die Entstehung der Gonaden durchaus der soeben mitgeteilten Beschreibung, nur mit dem Unterschied, daß die Genitalzellen von *Phoxichilus* verhältnismäßig viel kleiner sind, und sich aus diesem Grunde weniger deutlich von den sie umgebenden Zellen der Zwischenwände unterscheiden (Taf. XIX, Fig. 9 u. 11).



Textfig. 108.
Pallene. Querschnitt durch eine Larve. *H*, Herz; *Gen*, Anlage der Genitalorgane. Oc. 4; Object. 4 mm.

Bezüglich *Pallene brevirostris* liegt mir nur ein einziges Entwicklungsstadium der Gonaden vor. Ich fand dasselbe bei einer Larve mit vollständiger Anzahl von gegliederten Schreitbeinen und mit bereits entwickelten, aber noch nicht gegliederten p^3, d. h. bei einer Larve auf späterer Entwicklungsstufe, als die für *Chaetonymphon* und *Phoxichilus* beschriebenen Larven. Im gegebenen Falle (Textfig. 108) liegt die Gonade über dem Darm und ist durch ihren unpaarigen Charakter ausgezeichnet; die Gonade beginnt hinter der Basis der p^4 und endet auf dem Niveau der p^6. Da mir die vorhergehenden Stadien in der Entwicklung von *Pallene* nicht vorliegen, so vermag ich nicht die Frage danach zu entscheiden, ob die Gonade von *Pallene* ab origine einen unpaaren Charakter besitzt, oder ob sie durch Verschmelzung der beiden primären Anlagen entsteht (was mir mehr Wahrscheinlichkeit zu besitzen scheint).

Das Vorhandensein einer unpaaren Gonade bei der jungen *Pallene* bietet in der Hinsicht Interesse, daß hierdurch die Angaben LOMANS (1907) über den Bau des Genitalapparats von *Phoxichilidium* eine Bestätigung finden. DOHRN (1881) und HOEK (1881 a) bilden die Gonaden der Pantopoden in Gestalt eines Paares langer Säcke dar, welche über dem Darm liegen und nur an ihren hinteren Enden (an der Basis des Hinterleibs) zu einem Ganzen verschmelzen. Im Gegensatz hierzu gibt LOMAN (1907) an, daß die Gonade bei *Phoxichilidium* in ihrer ganzen Ausdehnung unpaar ist. Durch den Bau der Gonade von *Pallene* wird diese Tatsache indirekt bestätigt; wir ersehen daraus,



Textfig. 109.

Phoxichilus. Querschnitt durch eine Larve. *H*, Höhle des Herzens. Oc. 4; Object. 4 mm.

daß in betreff der Paarigkeit oder der Unpaarheit der Genitalorgane, bei den Pantopoden ebensolche Variationen vorliegen können, wie bei den Crustaceen.

Ganz besondere Beachtung verdient bei der Entwicklung des Genitalsystems der Pantopoden die metamere Anlage der Genitalelemente. Bei den Larven des sechsten Stadiums haben wir zwei Gruppen von Genitalzellen kennen gelernt, welche zwischen den p^4 und den p^5 liegen; bei den Larven des siebenten Stadiums (*Chaetonymphon* und *Phoxichilus*) habe ich gefunden, daß hinter den p^5 ein zweites Paar von Genitalanlagen auftritt, welches die gleiche Lage besitzt, wie das erste Paar. Zwischen beiden Paaren befindet sich ein deutlich

bemerkbarer Zwischenraum, in dessen Ausdehnung keine Genitalzellen zu finden sind. Es sind demnach mindestens zwei Paare von Herden für die Bildung der Genitalzellen vorhanden. Noch ältere Entwicklungsstadien habe ich leider nicht untersuchen können. Es ist sehr wohl möglich, daß sich gleich nach den beschriebenen Paaren noch zwei Paare von Anlagen hinter den p^6 und p^7 differenzieren; und daß erst dann eine Verschmelzung aller Anlagen einer jeden Seite zu einer einzigen Gonade vor sich geht. Wie dem nun auch sein mag, so genügen doch die angestellten Beobachtungen um von einem metameren Ursprung der Geschlechtsprodukte bei *Chaetonymphon* und *Phoxichilus* sprechen zu können. Eine Entstehung des zweiten Anlagenpaares aus dem ersten durch Ablösung oder Wanderung von Zellen habe ich niemals beobachten können.

Allgemeiner Teil.

Nachdem ich in den vorangehenden Abschnitten meiner Arbeit die von mir erzielten, auf die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden bezüglichen Ergebnisse dargelegt habe, beabsichtige ich nunmehr zu einer Vergleichung der verschiedenen Entwicklungstypen überzugehen und hierauf die Embryologie der Pantopoden mit derjenigen andrer Arthropoden zu vergleichen. Von letzteren werden wir namentlich bei den Crustacea verweilen müssen, indem die betreffende Gruppe mit den übrigen Arthropoden verhältnismäßig wenige übereinstimmende embryologische Merkmale aufweist.

Die Furchung ist bei allen von mir untersuchten Pantopoden anfangs eine totale und äquale. Die Gleichmäßigkeit der Furchung wird mehr oder weniger rasch beeinträchtigt, je nach dem Dotterreichtum der Eier. Bei den an Nährmaterial ärmsten Eiern des ersten Typus bleibt die Gleichmäßigkeit der Furchung annähernd bis zum Stadium von 64 Blastomeren bestehen, worauf eines dieser letzteren sich durch seine bedeutendere Größe vor den andern auszuzeichnen beginnt. Bei den Eiern des zweiten Typus wird die Differenzierung der Furchungszellen in Macro- und Micromeren schon auf dem Stadium von 12—16 Blastomeren bemerkbar, und bei zum dritten Entwicklungstypus gehörenden Eiern von *Chaetonymphon* nimmt die Furchung augenscheinlich noch früher einen inäqualen Charakter an.

Das äußerste Glied der hier beschriebenen Kette wird durch *Pallene* dargestellt, bei welcher (Hoek, 1881 b und Morgan, 1891) schon die erste Furchungsrinne das Ei in Macromeren und Micromeren zerlegt.

Indem die Furchung ihren gleichmäßigen Charakter einbüßt, bleibt sie indessen doch noch eine totale und eine solche bleibt sie bei allen drei Typen auch bis zum Ende. In der Tat ist der Embryo bei den zwei ersten Entwicklungstypen während des gesamten Verlaufs der Differenzierung der Keimblätter deutlich in Zellen eingeteilt. Bei *Phoxichilidium* scheint der zellige Charakter des Baues des Embryos eine ständige Erscheinung zu sein, und das Fehlen von Zellgrenzen auf einigen Stadien der Entwicklung kann einer ungenügenden Fixierung des Materials zugeschrieben werden. Bei *Pycnogonum* und *Nymphon strömii* verschmelzen die dotterreichen entodermalen Zellen zu einer gemeinsamen Masse und bilden ein Syncytium. Da die Bildung des Syncytiums nach der Differenzierung der Keimblätter vor sich geht und hauptsächlich das Entoderm betrifft, so hindert es uns nicht daran die Furchung der Eier der oben genannten Formen als eine totale anzusehen. Ebenso verhält es sich augenscheinlich auch mit den Eiern von *Chaetonymphon*. Bis zu dem Stadium von 300—400 Blastomeren besitzt das Ei die Gestalt einer kompakten, vielzelligen Kugel. Auf späteren Entwicklungsstufen besteht der Embryo aus einer ununterbrochenen an Kernen reichen Dottermasse, welche indessen keine Einteilung in Zellen aufweist; diese Masse ist auf einer ihrer Seiten mit einer dünnen, einschichtigen Zellenkappe von epithelialem Charakter bekleidet. Das auf diese Weise entstehende Bild erinnert außerordentlich an die superficielle Furchung, nachdem sich das Blastoderm auf der ventralen Eiseite zusammengezogen hat und der Dotter mit Dotterkernen angefüllt wurde. Diese Ähnlichkeit mit der superficiellen Furchung ist indessen nur eine scheinbare. Die im Innern des Dotters liegenden Kerne bei *Chaetonymphon* lassen zweifellos das Entoderm hervorgehen, vielleicht auch noch das Mesoderm. Aus diesem Grunde entspricht die epitheliale Kappe nicht dem Blastoderm, sondern nur dem Ectoderm des Keimes und der Prozeß selbst des Umwachsens des Dotters durch diese Kappe muß mit einer epibolischen Gastrulation verglichen werden. Den einzigen Hinweis auf einen Übergang zu der superficiellen Furchung kann man in dem Auftreten von Dotterverdichtungen zwischen den ersten beiden Blastomeren bei *Chaetonymphon* erblicken. Analoge, dem Auftreten der superficiellen Furchung vorangehende Bilder, sehen wir auch bei einigen Copepoda (*Notopterophorus* und *Enteropsis* nach Schimkewitsch, 1896).

Auf Grund aller oben angeführten Angaben wird man die totale und inäquale Furchungsweise als die für die Pantopoden typische ansehen können.

Wir wollen noch bemerken, daß die inäquale Furchung unter den Arthropoden hauptsächlich bei den *Crustacea Entomostraca* angetroffen wird; von höheren Krebsen ist sie bei den Euphausidae (TAUBE, 1909) angetroffen worden, und kommt vielleicht in schwacher Ausbildung (zwei centrale, an körnigen Einschlüssen reiche Zellen) auch bei *Leucifer* vor (BROOKS, 1882). Was die übrigen Arthropoden betrifft, so führen nur UZEL (1898) bei den Collembola und SCHIMKEWITSCH (1906) bei *Telyphonus* Beispiele einer inäqualen Furchung an; bei *Telyphonus* geht die Furchung aus einer totalen später in eine superficielle über.

Meine Beobachtungen an *Pycnogonum* haben in der Furchung dieser Gattung Merkmale aufgedeckt, welche außerordentlich an die spiralige Furchung der Anneliden und der Mollusken erinnern.

Das Ergebnis der Furchung ist eine Blastula, welche entweder eine Cöloblastula (*Phoxichilidium, Anoplodactylus, Pycnogonum, Ammothea*) oder eine Sterroblastula sein kann (*Nymphon, Chaetonymphon*). Aus dem hier gesagten geht hervor, daß eine Sterroblastula bei dotterreichen Eiern angetroffen wird, wo die großen Zellen des vegetativen Pols mit ihren inneren Enden in das Blastocöl hereinragen und dasselbe ausfüllen. Es ist von Interesse, daß die sehr dotterreichen Eier von *Pallene* augenscheinlich eine Ausnahme von der eben angeführten Regel darstellen. Wenigstens bildet MORGAN (1891, Taf. I, Fig. 2) in den Blastulae von *Pallene empusa* eine centrale Höhle ab. Ob diese Höhle ein Blastocöl darstellt, oder ob sie nichts andres als ein durch die Wirkung der Fixierungsmittel hervorgerufenes Artefact ist, wagt MORGAN nicht zu entscheiden.

Die Gastrulation erfolgt, wie aus der Beschreibung zu entnehmen war, entweder durch typische Epibolie (bei den Formen der zweiten und dritten Gruppe) oder aber infolge eines zwischen der Epibolie und der Invagination stehenden Vorgangs (bei den Formen der ersten Gruppe). Von dem Umstand ausgehend, daß die Totalität der Furchung sogar bei den Pantopoda bewahrt bleibt, deren Eier sehr reich an Dotter sind, wird man annehmen können, daß in der gegebenen Klasse von Tieren die alecithalen oder isolecithalen Eier (KORSCHELT u. HEIDER 1909) als die primitivsten und typischsten anzusehen sind. Auf der gleichen Grundlage fußend vermute ich, daß auch die Gastrulation aller Pantopoden von der Invaginationsgastrulation abzuleiten ist, obgleich eine solche bei den Pycnogoniden nirgends in typischer Weise ausgesprochen ist. Der Invagination am nächsten steht der Vorgang der Bildung des inneren Blattes bei *Phoxichilidium, Anoplodactylus,*

Pycnogonum, wie auch bei *Ammothea*. MEISENHEIMER (1902, S. 201) spricht sich hierüber in folgender Weise aus: »Wenn wir die Anordnung der Kerne allein beobachten, so können wir uns kaum ein typischeres Bild einer Gastrula vorstellen«. Der Unterschied von einer wahren Gastrulation besteht indessen darin, daß weder eine deutliche, durch die Zellen selbst des inneren Blattes gebildete gastrale Einstülpung, noch ein Blastoporus auftritt; die völlige Versenkung der Zellen des inneren Blattes in das Blastocöl erfolgt durch Überwachsen derselben seitens der entodermalen Elemente von der unteren Hälfte des Embryos. Als den Punkt der Oberfläche des Embryos, welcher am spätesten vom Ectoderm bedeckt wird, kann man den Blastoporus ansehen. Der betreffende Punkt liegt, wie dies schon MEISENHEIMER (1902) nachgewiesen hatte, auf der Dorsalseite des Embryos, näher zu dessen zukünftigem Vorderende.

Bei *Nymphon strömii* und aller Wahrscheinlichkeit auch bei *Chaetonymphon* findet schon eine wahre Epibolie statt. Ich habe schon früher Gelegenheit gehabt, mehrfach auf die offenbare Irrtümlichkeit der Angaben von MORGAN (1891) hinzuweisen, welcher für alle Pantopoden eine Bildung des inneren Blattes durch multipolare Delamination annimmt. Nach seinen Zeichnungen zu urteilen (MORGAN, Taf. I, Fig. 5) erfolgt die Gastrulation bei *Pallene* durch eine ebensolche Epibolie, wie dies auch bei *Chaetonymphon* und *Nymphon* der Fall ist.

Überhaupt scheint mir eine Delamination in denjenigen Fällen wenig wahrscheinlich, wo die Abspaltung des inneren Blattes von dem Keimstreifen ausgehen muß, der dem Dotter dicht anliegt. Meiner Ansicht nach müssen die Teilungsspindeln aus rein mechanischen Ursachen parallel zur Eioberfläche angeordnet sein, nicht aber senkrecht zu derselben, da in letzterem Fall die Teilung der Zellen durch den Druck des Dotters behindert werden würde, auf welchem der Kernstreifen gleichsam ausgespannt ist. Unter diesem Streifen können die Zellen leichter durch aktive Einwanderung in den Dotter gelangen. Derselben Ansicht bin ich auch in betreff der Bildungsweise der Dotterzellen aus dem Blastoderm dotterreicher Eier (Arachnoidea, Insecta); wenn auch die Bildung von Vitellophagen durch Delamination in vielen Arbeiten als Tatsache angeführt wird, so bedarf dieselbe, meiner Ansicht nach, dennoch einer Nachprüfung. In jedem einzelnen Fall kann man nur dann von einer Delamination reden, wenn Bilder deutlicher radiärer Mitosen vorliegen.

Indem wir zur Gastrulation der Pantopoden zurückkehren, können wir nachstehende Abänderungen des betreffenden Vorgangs in etwas

schematisierter Form feststellen. Das von dem Ectoderm umwachsene innere Blatt stellt eine Vereinigung von Ectoderm und Mesoderm dar. In der einen Gruppe der Pantopoden besteht das ganze Entoderm aus einer einzigen primären Entodermzelle; letztere ist von einem Kranz von neun bis zehn Mesodermzellen umgeben. In der zweiten Gruppe der Pantopoden, zu welcher *Nymphon strömii* gehört, enthält die deutlich differenzierte Entodermanlage lange Zeit hindurch 20 bis 24 Zellen mit riesigen Kernen; das Mesoderm wird etwa auf die gleiche Weise gebildet, wie bei der vorhergehenden Gruppe und ist durch eine größere Anzahl von zelligen Komponenten ausgezeichnet. Bei den Formen der dritten Gruppe von Pantopoden, deren Eier den größten Dotterreichtum aufweisen, ist es mir nicht gelungen, einen so deutlich ausgesprochenen Unterschied zwischen den Elementen des Entoderms und denjenigen des Mesoderms festzustellen, wie bei den Vertretern der beiden ersten Gruppen.

Eines der wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen erblicke ich in der Feststellung des determinativen Entwicklungstypus bei den Pantopoda. Diese Entwicklungsweise ist besonders stark ausgesprochen bei *Phoxichilidium*, *Anoplodactylus*, *Pycnogonum*, und wahrscheinlich auch bei *Ammothea* (vgl. Seite 584), was durch den Charakter der Gastrulation bei den genannten Gattungen nachgewiesen wird.

Bei *Nymphon strömii* ist der determinative Charakter der Furchung schwächer ausgesprochen, während er für *Chaetonymphon* überhaupt wohl kaum nachweisbar ist.

Im gegebenen Falle ist es von Interesse, daß wir bei einer Reihe einander sehr nahestehender, zu ein und derselben Tiergruppe gehörender Formen, eine modifizierende Wirkung des Dotters auf die Entwicklungsweise der Eier erkennen können. Der Dotter übt eine unterdrückende Wirkung auf die determinative Entwicklungsweise aus.

Ich will damit indessen nicht gesagt haben, daß die Entwicklung in radikaler Weise geändert wird. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Rolle der einzelnen Zellen bei der Entwicklung des Embryos von *Chaetonymphon* ebenso prädestiniert ist, wie bei der Entwicklung von *Phoxichilidium*; allein die äußeren histologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Zellen, welche es gestatten deren Schicksal während des Entwicklungsprozesses zu verfolgen, verschwinden in den dotterreichen Eiern.

Vergleichung der Anfangsstadien in der Entwicklung

der Pantopoda und der Crustacea. Die Furchung und die Bildung der Keimblätter bei den Pantopoden erinnern außerordentlich an die entsprechenden Vorgänge bei den Krebsen, und zwar bei den Entomostraca. Die Ähnlichkeit mit den Crustaceen ist schon von Meisenheimer hervorgehoben worden und ich kann dieselbe nicht nur bestätigen, sondern auch noch neue Beweismittel für eine derartige Ähnlichkeit liefern. Meisenheimer war bei seiner Vergleichung durch den Umstand behindert, daß er den seiner Ansicht nach nicht determinativen Entwicklungstypus (der Pantopoden) mit dem determinativen (der Entomostraken) vergleichen mußte.

Durch meine Untersuchungen wird die erwähnte Schwierigkeit beseitigt und man erhält sogar die Möglichkeit, die einzelnen Zellen des Embryos der Pantopoden und der Krebse miteinander zu vergleichen.

In der Arbeit von Grobben (1879) über *Moina rectirostris* wird das Vorkommen des determinativen Entwicklungstypus bei den Krebsen zum ersten Mal nachgewiesen. Hierauf wurde durch eine ganze Reihe andrer Forscher, welche die Angaben Grobbens bestätigten, ungefähr nachstehendes Schema für die frühesten Entwicklungsstadien aufgestellt, welches für die *Copepoda* (Grobben 1881, Urbanowicz 1884, Schimkewitsch 1896, Pedaschenko 1898, Mc. Clendon 1907, Häcker 1902), die *Cirripedia* (Groom 1884, Bigelow 1902), die Sommereier der *Cladocera* (Grobben 1879, Kühn 1911), vielleicht für die *Ostrocoda* (Woltereck 1898), wie auch für die *Euphausidae* (Taube 1909) unter den *Malacostraca* gemeinschaftlich ist.

Die totale und am häufigsten inäquale Furchung führt zum Blastulastadium, auf dem sodann die Differenzierung der Keimblätter beginnt. An einem der Pole der Blastula differenziert sich ein Teil der Zellen (welcher sich durch seinen Bau von den übrigen Zellen auszeichnet) und ergibt wohl voneinander unterscheidbare Anlagen: die entodermale, die mesodermale und die Genitalanlage.

Besonders leicht verständlich wird die Ähnlichkeit der Entwicklung der verschiedenen Entomostraken, wenn wir die Blastulae aller oben erwähnten Formen in ein und derselben Lage schematisch darstellen, und zwar mit dem vegetativen Pol nach oben gerichtet. In diesem Falle ergibt es sich, daß das Centrum des vegetativen Pols durch die Anlage des Entoderms eingenommen ist. Der Beginn dieser letzteren konnte in einigen Fällen bis zu einer einzigen Zelle verfolgt werden (*Cyclops* nach Urbanowicz, *Lernaea* nach Pedaschenko, *Lepas* nach Bigelow, *Moina* nach Grobben, *Polyphemus* nach Kühn);

bei andern Vertretern der Entomostraken sind mehrere primäre Entodermzellen vorhanden (so z. B. bei *Chondracanthus merlucci* nach SCHIMKEWITSCH deren acht).

Die soeben beschriebene, zweifelsohne entodermale Anlage entspricht in bezug auf ihre Lage in der Blastula stets dem künftigen Blastoporus und ist stets von einem Kranz von Zellen umgeben, welche sich während der Gastrulation zusammen mit dem Blastoporus unter das Ectoderm versenken. In der Deutung des Zellenkranzes stimmen die verschiedenen Autoren bei weitem nicht überein; meiner Ansicht nach wird man indessen bei sorgfältiger Vergleichung aller Beobachtungen die Gewißheit erlangen, daß der erwähnte Kranz von Zellen überall das Mesoderm repräsentiert. Dabei stellt ein Teil der Zellen des Kranzes die Urgeschlechtszellen dar, welche sich von allem Anfang an von den übrigen Zellen durch ihren histologischen Bau unterscheiden können, oder aber eine derartige Differenzierung der Zellen kann auch nicht statthaben. Die Entwicklung von *Chondracanthus merlucci* paßt ohne weiteres in dieses Schema; hier versinken in das Innere des Blastocöls acht Entodermzellen, welche von einem Kranz zuvor am Rande des Blastoporus gelegener Mesodermzellen umgeben sind. Genau den gleichen Charakter besitzt auch die Gastrulation vieler Pantopoden (*Phoxichilidium*, *Pycnogonum*, *Anoplodactylus*), allein mit dem Unterschied, daß das gesamte Entoderm bei ihnen in Gestalt einer einzigen Zelle angelegt wird. Aber auch dieser Unterschied wird ausgeglichen, wenn wir uns der Entwicklung von *Cyclops* nach URBANOWICZ (1884) erinnern. URBANOWICZ nimmt an, daß bei *Cyclops* nur eine einzige Urentodermzelle vorliegt, die von einem Ring von Zellen umgeben ist, welche die mesodermalen Bildungen des Nauplius hervorgehen lassen. Eine analoge Art und Weise der Keimblätteranlage finden wir auch bei den *Cirripedia*, wo BIGELOW eine centrale Entodermzelle beschreibt, welche von vorn durch vier mesenchymatöse Zellen, von hinten dagegen durch zwei (anfangs durch eine) Urmesodermzellen eingeschlossen wird. Die Bilder der Entwicklung von *Cetochilus* (nach GROBBEN, 1881), *Cyclops* (nach HÄCKER, 1902) und der *Euphausidae* (nach TAUBE, 1909) können als genaue Kopien der vorhergehenden angesehen werden. Allerdings wird ein Teil des das Entoderm umgebenden Zellenkranzes, von den oben angeführten Autoren ebenfalls zu der entodermalen Anlage gerechnet. Allein auf Grund eigner Beobachtungen und nach Vergleichung mit den früher zitierten Arbeiten kann ich nicht daran zweifeln, daß eine solche Deutung nicht richtig ist, und daß die angeblichen peripheren Entodermzellen in der Tat das Mesoderm der Larve ergeben.

Die Ähnlichkeit der bei den Cirripedien, *Cetochilus* und den Euphausidae einerseits, und bei *Chondracanthus*, *Cyclops* (nach URBANOWICZ) und den Pantopoden anderseits gewonnenen Bilder ist in der Tat so groß, daß von einer verschiedenen Bedeutung des circumentodermalen Zellenkranzes schwerlich die Rede sein kann. Indessen hat SCHIMKEWITSCH bei *Chondracanthus* auf das deutlichste nachgewiesen, daß die Zellen des Kranzes in keinerlei Beziehungen zu dem zukünftigen Mitteldarmepithel stehen; dasselbe habe ich auch für *Phoxichilidium* und *Pycnogonum* nachweisen können.

Das Vorhandensein von Urgeschlechtszellen als Komponenten des Zellenkranzes wird durch die Beobachtungen von HÄCKER (1902) an *Cyclops*, wie auch durch diejenigen von GROBBEN (1879) und KÜHN (1911) an Cladoceren bewiesen. Die Anordnung der Keimblätteranlagen bei den Cladoceren weicht etwas von dem angeführten Schema ab, weshalb ich nicht länger bei derselben verweilen werde.

Zum Schluß muß ich nochmals die Übereinstimmung in der Keimblätterbildung betonen, wie sie zwischen den Pantopoden und vielen Entomostraken beobachtet worden ist. Die Beschreibung der Entwicklung von *Cyclops* nach URBANOWICZ stimmt völlig überein mit meiner Beschreibung der Entwicklung der ersten Pantopodengruppe in der vorliegenden Arbeit. Eine ganz besondere Ähnlichkeit weisen meine Präparate indessen mit den Zeichnungen von SCHIMKEWITSCH (1896) auf, welche sich auf seine Arbeit über die Entwicklung der parasitischen Copepoden beziehen. Einige seiner Zeichnungen gleichen den Abbildungen der entsprechenden Entwicklungsstadien von *Pycnogonum* und *Phoxichilidium* in dem Maße, daß man glauben könnte, beide wären nach ein und denselben Präparaten angefertigt worden.

Ich erwähne diese Ähnlichkeit aus dem Grunde, weil sie meiner Ansicht nach bis zu einem gewissen Grade als Garantie für die Richtigkeit der von SCHIMKEWITSCH (1896) und mir angestellten Beobachtungen dienen kann.

Das weitere Schicksal des inneren Blattes während der Embryonalentwicklung.

a. Das Entoderm und die Dotterzellen. Was die entodermalen Elemente sensu strictiore betrifft, so genügt es einige Worte über dieselben zu sagen. In der auf Kosten einer oder mehrerer Macromeren entstehenden entodermalen Anlage verschwinden die Grenzen zwischen den Zellen und es bildet sich ein Syncytium. Die Kerne des Syncytiums differenzieren sich in amöboide und in Dotterkerne. Die

Dotterkerne gehen späterhin zugrunde, während die amöboiden Kerne an die Oberfläche des Dotters hervortreten und das Epithel des Mitteldarms ergeben. Das Hervortreten der amöboiden Kerne erfolgt auf der gesamten Peripherie des Dotters, so daß man von einer diffusen Anlage des Mitteldarmepithels reden kann. Allerdings geht die Wanderung der amöboiden Kerne an die Oberfläche des Dotters in der Umgebung der stomodäalen Einstülpung am lebhaftesten vor sich, doch ist bei den Pantopoden nicht zu finden, was an die vordere und die hintere Anlage des Mitteldarms erinnern würde, wie sie bei den Insekten oder an die hintere Entodermanlage, wie sie bei einigen Arachnoiden (SCHIMKEWITSCH bei *Telyphonus*, 1906, bei *Ichnocolus*, 1911) gefunden worden ist.

Vergleichen wir dagegen die Pantopoden mit den Entomostraken, so sehen wir, daß erstere in bezug auf das Schicksal des Entoderms bei der Entwicklung des Darmes als ein Glied in die Kette der bei den niederen Krebsen beobachteten Variationen im Prozeß der Bildung des Darmes eingefügt werden können.

Bei den Cirripedia (GROOM, 1894) bewahrt das Entoderm von Anfang bis zu Ende seinen zelligen Charakter; das gleiche hat SCHIMKEWITSCH (1896) auch für *Chondracanthus* nachgewiesen. Das zuerst aus einer mehr oder weniger beträchtlichen Menge deutlich abgegrenzter Zellen (bei *Nymphon* bis zu 24) bestehende Entoderm der Pantopoden verschmilzt späterhin zu einem Syncytium. MC. CLENDON (1908) stellte fest, daß bei einigen Copepoden (*Eudactylina*) die entodermale Macromere acht Zellen ergibt, welche sodann ihre Grenzen einbüßen und sich in ein Syncytium verwandeln; bei andern Copepoden kommt es bis zu der Bildung von vier Zellen, während das Entoderm bei *Lernaea* (PEDASCHENKO, 1898) von allem Anfang an den Charakter eines Syncytiums erhält.

Nach den hier mitgeteilten Angaben zu urteilen, schließen sich die Pantopoden in der erwähnten Beziehung eng an die Krebse an. Es muß indessen auch auf einige Ausnahmen hingewiesen werden. Erstens verwandeln sich bei den Crustacea alle Zellen des Entoderms (oder alle Zellen des Syncytiums) in das Darmepithel; bei den Pantopoda dagegen dient der von mir als Dotterkerne bezeichnete Teil der Kerne ausschließlich zum Auflösen des Dotters und nimmt keinerlei Anteil an dem Aufbau des Mitteldarms. Zweitens sammeln sich die intralecithalen Kerne bei *Lernaea* fast ausschließlich in dem Rayon an, wo Stomodäum und Proctodäum dem Dotter anliegen, was das Auftreten einer vorderen und einer hinteren Entodermanlage zur

Folge hat. Bei den Pantopoden haben wir nur einen schwachen Hinweis auf eine analoge Konzentration der Kerne im Bereich des Stomodäum.

Wir gehen nunmehr zu einer Charakteristik der Dotterzellen bei den Pantopoden über. Unter diesen Zellen verstehe ich nur die Elemente, welche nicht in den Bestand des Darmepithels übergehen und nach der Erfüllung ihrer hauptsächlichsten Funktion, d. h. nach Zersetzung des Dotters, zugrunde gehen.

Vor allem muß gesagt werden, daß unter dem Namen von Dotterzellen von den verschieden Autoren Gebilde verstanden werden, welche von sehr verschiedener Herkunft und äußerst verschiedenartiger prospektiver Bedeutung für die Entwicklung des Tieres sind.

Die Dotterzellen lassen sich durchaus nicht so einfach charakterisieren, wie dies von Korschelt und Heider (1909) geschehen ist, die die Vitellophagen als abortive Entodermzellen bezeichnen, welche den Dotter auflösen und zum größten Teil keinen Anteil an dem Aufbau des Mitteldarms nehmen. Eine solche Deutung paßt, wie dies aus meiner Arbeit zu ersehen war, außerordentlich genau auf die Dotterzellen der Pantopoden, allein sie ist durchaus nicht allumfassend.

Den ersten Typus von Dotterzellen liefern uns demnach solche Zellen, welche ihrer Herkunft nach eng mit dem Entoderm verbunden sind und dessen abortiven Teil ausmachen. Es sind dies entodermale Zellen, welche in ihrer Anpassung zum Auflockern und Auflösen des Dotters eng spezialisiert erscheinen. Diesen Charakter besitzen die Dotterzellen (richtiger die Dotterkerne) bei den Pantopoda; eine ebensolche entodermale Herkunft derselben wird von Heymons (1897) bei *Lepisma*, von J. Wagner (1896) bei *Mysis* u. a. m. anerkannt.

Die zweite Gruppe von Dotterzellen bilden echte Entodermzellen, welche meiner Ansicht nach fälschlicherweise die Bezeichnung von Dotterzellen erhalten haben. Ich habe hierbei die Arbeit von Pedaschenko (1898) im Auge, welcher die Bezeichnung von Dotterzellen auf das gesamte Entoderm von *Lernaea* anwendet. Wenn alle im Innern des Dotters enthaltenen Zellen sich in das Epithel des Mitteldarms verwandeln, so braucht man für dieselben nicht einen besonderen Namen »der Dotterzellen« einzufügen: es ist dies Entoderm und weiter nichts. Der Umstand allein, daß ein Teil der Entodermzellen zeitweilig an der Phagocytose des Dorsalorgans Anteil nimmt, genügt nicht, um diese Zellen in Dotterzellen umzubenennen.

Den dritten Typus von Dotterzellen treffen wir bei einigen Krebsen an, namentlich bei den Cladoceren. Am besten läßt sich über diesen

Typus von Zellen nach der gründlichen Arbeit von VOLLMER (1912) über *Daphnia magna* und *D. pulex* urteilen; außerdem liegen bei *Holopedium gibberum* (nach AGAR, 1908) und einigen andern *Cladocera* (nach SAMASSA 1893) gleiche Verhältnisse vor. Die Dotterzellen der erwähnten Cladoceren, entstehen, nach den zuverlässigsten Angaben von VOLLMER zu urteilen, noch vor der Differenzierung der Keimblätter auf Kosten der inneren Blastomeren des morulaartigen Embryos. SAMASSA, dessen Beobachtungen bekanntlich in vielen Beziehungen auf ihre Richtigkeit hin angezweifelt werden, läßt die Dotterzellen von der Anlage des inneren Blattes herstammen.

Wie dem nun auch sein mag, so sind doch in bezug auf das weitere Schicksal der Dotterkerne bei den beiden angeführten Autoren keine Meinungsverschiedenheiten zu finden. Der Darm der Cladoceren entsteht in Gestalt eines massiven zelligen Stranges an der Ventralseite des Embryos, während die Dotterzellen die Leibeshöhle seitlich vom Darm einnehmen und mit fortschreitender Resorption des Dotters in das mesodermale Gewebe übergehen (VOLLMER, S. 181).

Über die Natur dieses Gewebes spricht sich VOLLMER nicht aus, doch treten die Dotterzellen hier jedenfalls in Verbindung mit dem mittleren Keimblatt.

Zu dem vierten, dem vorhergehenden nahestehenden Typus, kann man die Dotterzellen der *Arachnoidea* und vieler Insecten rechnen. Hieran schließen sich auch einige Myriopoda (nach HEYMONS, 1901) und Crustacea (*Jaera marina* nach MC. MURRICH, 1895). Gewöhnlich beginnt der Prozeß der Vitellophagenbildung bei den angeführten Formen noch vor der Differenzierung der Blätter. Die Dotterzellen entstehen auf Kosten des Blastoderms, bei *Isotoma* (PHILIPTSCHENKO, 1912) und den Phalangida (SCHIMKEWITSCH, 1906) dagegen auf Kosten der inneren (d. h. der im Innern des Dotters verbleibenden) Blastomeren. Allein auf Schritt und Tritt dauert die Bildung der Vitellophagen auch noch dann fort, wenn die Keimblätter sich schon differenziert haben, wobei sie aus einem Teil der Zellen der gemeinsamen meso-entodermalen Anlage hervorgehen.

Was das fernere Schicksal der Vitellophagen des vierten Typus bei der Entwicklung betrifft, so stimmen die meisten Autoren darin überein, daß dieselben zugrunde gehen, ohne irgendwelche Rolle im Organismus des Embryos zu spielen.

Es liegen allerdings auch andre Mitteilungen vor, welche dieser Auffassung widersprechen. So verwandeln sich die Dotterzellen der Arachnoidea auf Grund der Angaben einiger Autoren (KISHINOUYE,

1891 u. a. m.) in Blutzellen und dienen auch zur Bildung des Mitteldarms (KISHINOUYE, 1891; KAUTZSCH, 1909). HEYMONS (1901) ist bei *Scolopendra* der Ansicht, daß die Vitellophagen ihrem Ursprung nach zu einer mit dem Entoderm gemeinsamen Anlage gehören, aber etwas früher als die typischen Entodermzellen entstehen. So behauptet denn HEYMONS einerseits, daß die Entstehung der Dotterzellen der Differenzierung der Keimblätter vorangeht, während er anderseits anscheinend geneigt ist, die Vitellophagen als abortives Entoderm anzusehen.

Bei den Insekten wird die Bildung der Mitteldarms auf Kosten der Vitellophagen, wie sie von einigen Autoren noch aufrecht erhalten wird (vgl. die Zusammenstellung bei PHILIPTSCHENKO, 1912, S. 97—98) von den meisten neueren Autoren geleugnet.

Die von mir mitgeteilte ausführliche Übersicht der diesbezüglichen Literatur soll zeigen, daß unter dem Namen von Dotterzellen die allerverschiedenartigsten Elemente vereinigt wurden und auch noch vereinigt werden; es erscheint aus diesem Grunde unmöglich, den betreffenden Begriff in morphologischer Beziehung genau zu fixieren, wie dies von Seiten einiger Forscher versucht worden ist. Die Bezeichnung »Dotterzellen« ist meiner Meinung nach hauptsächlich eine physiologische, unter welcher Zellenelemente zu verstehen sind, welche den speziellen Zweck haben, den Dotter aufzulösen; die Herkunft dieser Elemente, wie auch ihr ferneres Schicksal bei der Entwicklung des Embryos kann bis zur Unendlichkeit variieren.

Wir haben bereits gesehen, daß der Name eines »abortiven Entoderms«, welcher den Vitellophagen von KORSCHELT gegeben wurde, in Wirklichkeit durchaus nicht immer berechtigt erscheint. Ebenso eng begrenzt ist auch die Deutung der Vitellophagen durch PHILIPTSCHENKO (1912), welcher bestrebt ist, das beständige Fehlen eines Zusammenhangs derselben mit irgendeinem der Keimblätter nachzuweisen; die Herkunft der Dotterzellen bei den Pantopoden legt ein gewichtiges Zeugnis gegen diese Auffassung ab.

Am überzeugendsten sprechen zu meinen Gunsten diejenigen Fälle, wo bei ein und demselben Tier die Vitellophagen zweierlei Herkunft aufweisen. Hierher gehören die Arachnoidea, bei denen die Dotterzellen aus dem Blastoderm und aus dem Meso-Entoderm gebildet werden; d. h. im gegebenen Fall werden Elemente von zweierlei Herkunft an ein und dieselbe Funktion angepaßt.

b. Das Mesoderm. Bezüglich des Mesoderms ist von mir schon mehrfach hervorgehoben worden, daß dessen gesamte embryonale An-

lage für die Bildung der Muskulatur, der Blutzellen usw. der sechsfüßigen Larve verwendet wird. In dem Körper dieser letzteren sind daher keinerlei Spuren irgendwelcher Anlagen von Mesodermstreifen mehr vorhanden. Wie aus der Beschreibung der Keimblätterdifferenzierung zu ersehen war, wird es vielleicht am richtigsten sein, das Mesoderm der sechsfüßigen Larve mit dem embryonalen, oder nauplialen Mesoderm der Krebse und deren Genitalanlage zu vergleichen (welch letztere bei den Pantopoden nicht zu erkennen ist). In welcher Beziehung es zu dem metanauplialen Mesoderm steht, kann ich leider nicht angeben, weil ich die Herkunft dieses letzteren nicht ausführlich genug verfolgt habe.

Die sechsfüßige Larve. Für die postembryonale Entwicklung der Pantopoden ist das Stadium der sechsfüßigen Larve, oder des *Protonymphon*, außerordentlich charakteristisch. Dieses Stadium wird nicht nur bei den Pantopoden mit dotterarmen Eiern angetroffen, sondern auch bei solchen, wie z. B. *Chaetonymphon*, deren Larven erst nach beendeter Entwicklung und Gliederung aller Extremitäten zu einem selbständigen Leben übergehen.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner Beobachtungen über das betreffende Stadium lassen sich in Nachstehendem zusammenfassen.

Erstens stellt die sechsfüßige Larve die fundamentale, primäre Larvenform der Pantopoden dar. Hierfür spricht nicht nur ihre weite Verbreitung bei verschiedenen Vertretern der Pantopoden, sondern auch die außergewöhnliche anatomische Übereinstimmung der Larven verschiedener Gattungen und Arten; letztere findet ihren Ausdruck in der Anzahl von excretorischen Zellen und in der Anordnung der Hautdrüsen, abgesehen von andern, leicht erkennbaren Merkmalen.

Die Larve besitzt einen segmentierten Bau. Wir sehen bei ihr einen präoralen Abschnitt, drei postorale Segmente mit Extremitäten, die Anlage des vierten postoralen Segments und einen hinteren, ungegliederten Körperabschnitt. Meisenheimer (1902) sieht den Körper der Larve einfach als aus fünf Segmenten bestehend an und vergleicht den präoralen Abschnitt einem Segment, während er den hinteren Körperabschnitt als Analsegment bezeichnet; gleichzeitig gibt er an, daß die äußere Körpergestalt bis zu deren Einzelheiten, mit der Gestalt des Naupliuskörpers übereinstimmt.

Ich kann mich mit der Einteilung des Körpers der sechsfüßigen Larve in Abschnitte nicht einverstanden erklären, wie sie von Meisenheimer aufgestellt wird. Das hintere Körperende kann schon aus dem einen Grunde nicht als Analsegment bezeichnet werden, weil der

Anus, wie ich dies in meiner Arbeit nachgewiesen habe, erst auf bedeutend späteren Entwicklungsstadien auftritt. Was dagegen den praeoralen Körperabschnitt der Larve betrifft, so werden wir denselben schwerlich einem einzigen Segment homolog erklären können. Das obere Schlundganglion der Pantopoden besitzt ein Paar Ventralorgane, was auf das Vorhandensein von mindestens eines präoralen Metamers hinweist. Aber abgesehen hiervon kann man, wie wir aus der Beschreibung der Ventralorgane ersehen haben, auch das vordere Augenpaar mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit als Ventralorgane ansehen. In diesem Falle haben wir es höchstwahrscheinlich schon mit zwei präoralen Segmenten zu tun. Die Vorsicht verhindert mich daran, den parallelen Abschnitt der sechsfüßigen Larve mit einem Metamer zu homologisieren.

In betreff der Bedeutung des Schnabels der Pantopoden sind wir seit Dohrns Zeiten um keinen Schritt vorwärts gekommen, wobei dieser Autor ihn als ein Organ sui generis erklärt hatte, dem kein Organ bei den übrigen Arthropoden analog sei. Allerdings versucht Meinert (1899) in dem Rostrum der Arachnoideen ein Homologon des Schnabels zu erblicken, allein die paarige Anlage des Rostrum (vielleicht sogar aus zwei Paaren von Anlagen) spricht deutlich gegen eine solche Annahme. Im Jahre 1904 machte Loman den meiner Ansicht nach sehr gelungenen Versuch den dreikantigen Bau des Schnabels durch dessen Saugfunktion zu erklären. Loman nimmt an, daß in dem Falle, wenn dem vorderen Darmabschnitt die Bedeutung eines Saugapparats zukommt, der Bau der Speiseröhre nach dem Typus eines dreikantigen Rohres vom Gesichtspunkt der Gesetze der Mechanik aus betrachtet, am günstigsten erscheint. Eine derartige Einrichtung des Saugapparats wird denn auch nicht selten bei verschiedenen Tieren angetroffen, welche chitinisierte Körperhüllen und eine ebensolche Auskleidung der Speiseröhre besitzen, wie zum Beispiel bei einigen Milben, den Phalangida, und auch bei den Nematoda.

Bevor ich die Embryonalentwicklung der Pantopoden kennen gelernt hatte, war ich oft geneigt, ihren Schnabel mit dem nach außen vorgestülpten Schlund einiger räuberischen Polychäten zu vergleichen. Diese Vergleichung schien auch in einigen Einzelheiten im Bau des Schnabels der sechsfüßigen Larven eine Bestätigung zu finden. So befinden sich z. B. an der inneren Wand der Speiseröhre der *Pycnogonum*-Larven, näher zum freien Ende des Schnabels, drei kammförmige cuticulare Fortsätze, welche man mit den Schlundzähnen der Polychäten oder mit den Kiefern der Egel vergleichen könnte. Wenn

endlich der Schnabel einen umgestülpten Schlund vorstellen sollte, so würde man die Schnabeldrüsen mit den Speicheldrüsen der Hirudineen vergleichen können. Allein alle diese Betrachtungen finden durch die embryonale Entwicklungsgeschichte leider nur wenig Bestätigung: bei der Bildung des Schnabels habe ich keinerlei Spuren der Umstülpung seiner Anlage bemerken können, welche zugunsten meiner Annahme hätte sprechen können.

Alle Extremitäten der sechsfüßigen Larve sind nach ein und demselben Typus gebaut: es sind postorale, dreigliedrige Körperanhänge, deren letztes Glied den Charakter einer Kralle aufweist.

Was die Zugehörigkeit der p^1 zum postoralen Körperabschnitt anbetrifft, so hat MEISENHEIMER (1902) sich als erster in ganz bestimmter Weise zugunsten der Annahme ausgesprochen, daß die Ganglien des ersten Beinpaares an der Ventralseite des Körpers angelegt werden; erst später wandern sie samt den Extremitäten nach der Dorsalseite des Larvenkörpers, worauf die Ganglien der p^1 zu den Ganglien der Schlundcommissur werden.

Es ist mir gelungen die Angaben MEISENHEIMERS vollauf zu bestätigen und seinen Beweisgründen eine Reihe neuer Beobachtungen hinzuzufügen. So wird die postorale Anlage der p^1 bewiesen: durch die primäre Lage der Ventralorgane der Ganglien dieser Extremitäten an der Ventralseite des Körpers (*Anoplodactylus*); durch die Färbung der Nerven der p^1 mit Methylenblau, wie auch dadurch, daß die p^1 des Embryos von *Pycnogonum*, wegen des Fehlens des unbeweglichen Scherenastes, den beiden hinteren Extremitätenpaaren der Larve sehr ähnlich sind. Im Laufe der Zeit kann man bemerken, daß die Ganglien der p^1 längs den Seiten der Speiseröhre immer höher heraufwandern, bis sie zuletzt mit dem oberen Schlundganglion verschmelzen.

Außerdem ist mir der Nachweis dafür gelungen, daß die Verlagerung nach vorn und auf die Ventralseite nicht allein die p^1 betrifft, sondern auch die beiden darauffolgenden Extremitätenpaare, wie man dies während der Metamorphose der Larve sehen kann. Der erwähnte Prozeß ist nur aus dem Grunde unbeachtet geblieben, weil die p^2 und p^3 bei den meisten Pantopoden während der Verlagerung reduziert sind.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich bezüglich der übrigen Organisation der sechsfüßigen Larve nur bei einer Frage verweilen und zwar bei der Frage über die Konstanz der histologischen Elemente, wie sie im Jahre 1909 von MARTINI formuliert wurde.

Schon beim ersten Beginn meiner Beobachtungen an Pantopoden-

larven hatte ich mein Augenmerk auf die ungewöhnliche Beständigkeit in Zahl und Lage der einzelnen Zellenelemente ihres Körpers gerichtet. Am besten läßt sich diese Beständigkeit durch Anwendung verschiedener Färbungen intra vitam an den Tag legen.

Außer der schon von Meisenheimer bewiesenen ganz bestimmten Anzahl der Muskelzellen, konnte ich die gleiche quantitative Gesetzmäßigkeit auch für die Zellen der Hautdrüsen (vgl. *Nymphon strömii*, *Pycnogonum* und *Ammothea*), für die sensiblen Nervenzellen (vgl. *Nymphon*, *Pycnogonum* und *Chaetonymphon*), für die glatten Muskeln (vgl. *Nymphon*), für die Zellen der Schnabel- und Scherendrüsen (vgl. *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus*), endlich für die excretorischen Zellen nachweisen.

Außerdem ließen einige Schnitte durch den Schnabel vermuten, daß auch die Anzahl der eine jede Seitenfläche der Speiseröhre zusammensetzenden Zellen eine beständige ist. Hieraus drängte sich unwillkürlich der Gedanke auf, daß vielleicht auch die Lage sämtlicher Zellen des Larvenkörpers (natürlich mit Ausnahme der Blutzellen) streng festgesetzt ist. Der Beweis für diese Annahme konnte indessen nicht beigebracht werden, und zwar wegen der geringen Größe und der großen Anzahl der epithelialen und andrer Zellen der Pantopodenlarven.

Um so angenehmer war es mir daher zu erfahren, daß bei andern Tieren die Konstanz der histologischen Elemente unbedingt festgestellt worden ist. Martini gelang es nach mehreren nur zum Teil erfolgreichen Untersuchungen an den Appendiculariae (1909a und 1909b) endlich in *Hydatina senta* (1912) ein sehr geeignetes Object zu finden, an dem er den Nachweis dafür liefern konnte, daß der Körper dieses Rotators stets aus 959 Zellen besteht, welche in bestimmter Weise angeordnet sind.

Es liegt auf der Hand, daß wir es bei den Pantopoden mit einer analogen Erscheinung zu tun haben. Dazu kommt noch, daß wie bei den verschiedenen Arten der Pantopoden die Zahl der Zellen eines bestimmten Typus nicht selten die gleiche bleibt, so auch die verschiedenen Formen von Rotatorien augenscheinlich aus der gleichen Anzahl von zelligen Elementen bestehen.

Es drängt sich nunmehr die Frage auf, welche Schlüsse wir aus den soeben angeführten Beobachtungen ziehen dürfen. Martini begnügt sich mit einer Einteilung in solche der Tiere mit konstanter Zellenzahl und in solche mit nicht konstanter Zellenzahl. Erstere rechnet er aus irgendwelchem Grunde zu den blindendenden Verzweigungen des Tierreichs, welche keine neuen Triebe entstehen lassen können.

Mir persönlich will es scheinen, als wären beide Grundsätze von MARTINI irrtümlich. Erstens haben wir, meiner Ansicht nach, keine Veranlassung, die Tiere in so strenger Weise in die beiden oben angeführten Typen einzuteilen. Die von MARTINI und mir angestellten Beobachtungen, wie auch zahlreiche, auf eine durchaus bestimmte Anzahl von ectodermalen und mesodermalen Teloblasten bei einigen Anneliden und Crustaceen bezügliche Angaben gehen darauf hinaus, daß alle Tiere eine mehr oder weniger beständige Zahl von Zellen aufweisen. Es erscheint dies um so wahrscheinlicher, als die gemachten Beobachtungen sehr weit voneinander stehende Tiergruppen betreffen.

Wenn sich aber auch die Beständigkeit der Zellenzahl nicht in bezug auf alle Tiere bestätigen sollte, so erhalten wir doch jedenfalls aus den an Pantopodenlarven angestellten Beobachtungen die volle Überzeugung, daß die Determinativität der Furchung auch das Ectoderm betrifft (da die Hautdrüsen und die Nervenzellen beide von dem äußeren Blatt herstammen), obgleich auf den embryonalen Entwicklungsstadien eine solche Determinativität nicht festgestellt werden kann.

Die Überzeugung MARTINIS, daß Tiere mit beständiger Zellenzahl nicht dazu befähigt sind, durch Evolution neue Formen hervorgehen zu lassen, ist völlig unbegründet. Wird man denn nicht voraussetzen können, daß Mutationen, indem sie in abändernder Weise auf verschiedene Merkmale des Organismus einwirken, auch zu einer Abänderung der Zahl von Zellen führen können, welche diesen Organismus zusammensetzen?

Aus der postembryonalen Entwicklungsperiode verdienen folgende Punkte im allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit erwähnt zu werden: a. die Vergleichung des allgemeinen Verlaufs der Metamorphose bei den verschiedenen Pantopoden; b. das Schicksal der p^2 und der p^3 während der Verwandlung; c. die Bedeutung der Ventralorgane; d. die Bedeutung des metembroynalen Mesoderms; e. der Ursprung des Herzens und f. die Herkunft der Genitalanlage.

a. Der allgemeine Verlauf der Metamorphose gestattet es uns zu bemerken, daß trotz der überaus großen Übereinstimmung in ihrem Anfangsstadium (d. h. der sechsfüßigen Larve) die späteren Stadien der Verwandlung bei den verschiedenen Formen durchaus nicht übereinstimmen. Das Fehlen einer Übereinstimmung ist auch in der verschiedenen Anzahl von Häutungen ausgedrückt, ebenso in dem Charakter des Baues der Larve, so daß z. B. das zweite, dritte usw. Stadium der Gattung *Phoxichilus* den entsprechenden Stadien andrer Pantopoden nicht entspricht.

Man hätte a priori eine starke Abänderung der Metamorphose bei den Formen mit entoparasitischen Larven erwarten können, allein das obenerwähnte Fehlen einer Übereinstimmung im Tempo der Entwicklung macht sich auch bei der Vergleichung der Pantopoden mit freilebenden, oder richtiger gesagt, mit ectoparasitischen Larven bemerkbar. So sehen wir zum Beispiel, indem wir die Entwicklung von *Phoxichilus* und *Pycnogonum* miteinander vergleichen, daß das zweite Stadium der Metamorphose von *Pycnogonum* gleichsam in die Entwicklung eingeschoben, d. h. überflüssig ist. Es ist nicht durch eine Wachstumsperiode von dem ersten Stadium geschieden und die Häutung, welche das zweite Stadium von *Pycnogonum* hervorgehen läßt, dient nicht dazu, um den herangewachsenen und unter der alten Cuticula zusammengepreßten Körperteilen Gelegenheit zu geben, sich auszubreiten, sondern vielmehr zur Entfernung einiger provisorischer Merkmale (lange Spinndorne usw.), deren die Larve nach ihrer Festsetzung auf *Clava* nicht mehr bedarf. Erst nach erfolgter erster Häutung beginnt das Tier sich auf Kosten des Polypen zu ernähren.

Bei der Gattung *Pycnogonum* erfährt die sechsfüßige Larve demnach eine besondere, vorbereitende Häutung, welche bei *Phoxichilus* und *Ammothea* fehlt.

Eine vorbereitende Häutung findet sich außer bei *Pycnogonum* auch noch bei den Pantopoden mit entoparasitischen Larven. Was diese letzteren betrifft, so macht sich der Einfluß der parasitischen Lebensweise an ihrer Organisation nur in sehr geringem Maße bemerkbar.

In der Tat bleiben alle wesentlichen Züge der Organisation bei den Larven von *Phoxichilidium* und *Anoplodactylus* unverändert bestehen. Die einzigen Modifikationen von Organen, welche ich bei diesen Arten als durch die Lebensweise hervorgerufen betrachten kann, lassen sich auf nachstehendes zurückführen. Erstens verschwindet der Spinnapparat, wogegen aber die Drüsen der Scheren und des Schnabels ein außerordentlich starkes Wachstum erfahren; zweitens bleibt die Gliederung der Extremitäten zurück, wobei letztere eine äußerst charakteristische Lage einnehmen, indem sie sich dem Körper anschmiegen und ihn gleichsam umschlingen. Eine derartige Lage der Extremitäten dient zweifellos dazu, eine Ersparnis an dem Raume herbeizuführen, welchen die Larve im Körper des Tieres einnimmt.

Die Wandungen des Hydranten sind für den Parasiten eine sich ebenso eng anschmiegende Wiege, wie es die Eischale für die sechsfüßige Larve ist. Aus diesem Grunde wickeln sich denn auch sowohl

die Beine der parasitischen Larven, wie auch die langen Beinendglieder der sechsfüßigen Larven von *Phoxichilidium* in gleicher Weise um den Körper herum.

Die Vertreter der Pantopoden mit dotterreichen Eiern können in zwei Kategorien eingeteilt werden. Die zu der einen derselben gehörigen Formen (*Chaetonymphon*) weisen keinerlei Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlauf der Metamorphose an den Tag. Ihre Verwandlung ist eine sehr vollständige und außerordentlich successive.

Die Metamorphose der zu der andern Kategorie gehörenden Formen (*Pallene* und *Pseudopallene*) ist im Gegenteil sehr stark abgeändert, sogar stärker als bei den Pantopoden mit entoparasitischen Larven. Angaben über die Metamorphose der soeben angeführten Formen müssen wir der Arbeit von Meinert (1899) entnehmen, da in den von Morgan (1891) an *Pallene empusa* angestellten Beobachtungen eine ziemlich umfangreiche Lücke enthalten ist. Außer verschiedenen wichtigen Unterscheidungsmerkmalen (so z. B. der Einrichtung des Spinnapparats), unterscheidet sich die Entwicklung von *Pallene* und *Pseudopallene* wesentlich von derjenigen der übrigen Pantopoden in den zwei nachstehenden Merkmalen aus der Bildung der Extremitäten. Erstens macht das zweite und das dritte Beinpaar bei allen Pantopoden, wie wir gesehen haben, während der Metamorphose das Stadium von dreigliedrigen Extremitäten durch, sodann ein mehr oder weniger deutlich ausgesprochenes Stadium ihrer Reduktion und endlich eine Periode sekundärer Wucherung. Bei *Pallene* ist das erste dieser drei Stadien vollständig unterdrückt: die p^2 und p^3 werden nur in Gestalt kaum bemerkbarer Hügelchen angelegt, welche augenscheinlich immerhin eine Periode der Reduktion durchmachen; ein Stadium dreigliedriger p^2 und p^3 ist indessen nicht vorhanden.

Das zweite Unterscheidungsmerkmal besteht darin, daß statt einer successiven und allmählichen Entwicklung der Schreitbeine von vorn nach hinten, die p^4 und p^5 bei *Pseudopallene* die übrigen Beine beträchtlich überholen, indem sie schon vollständig gegliederte Extremitäten darstellen, während die p^6 und p^7 noch das Aussehen kleiner stumpfer Auswüchse besitzen. Soweit ich nach den Zeichnungen von Meinert urteilen kann und auf Grund einiger zu meiner Verfügung stehender Entwicklungsstadien von *Pseudopallene spinipes* kann ich annehmen, daß die Larven dieser Form im Vergleich mit den Larven andrer Pantopoden in der Tat ein äußerst eigenartiges Aussehen besitzen.

Der Reichtum der Eier an Nährmaterial kann demnach in viel

höherem Maße als ein verschiedene Abänderungen der Entwicklung hervorrufender Faktor angesehen werden, als die Lebensweise der Larvenstadien (so z. B. deren Entoparasitismus).

b. Das Schicksal der p^2 und p^3 während der Metamorphose ist an verschiedenen Stellen der vorliegenden Arbeit schon ausführlich genug beschrieben worden, so daß ich mich hier auf folgende Bemerkungen beschränken kann. Auf Grund meiner Beobachtungen über *Chaetonymphon* kann man die Tatsache als endgültig festgestellt annehmen, daß die larvalen und die definitiven Extremitäten des zweiten und dritten Paares identisch sind.

Die Frage darnach, wodurch die bei den Pantopoden so weit verbreitete zeitweilige Atrophie der p^2 und p^3 hervorgerufen wird, kann man in nachstehender Weise beantworten: Die Ursache der Reduktion läßt sich auf die Notwendigkeit einer Anpassung der larvalen p^2 und p^3 an jene durchaus neue Funktionen zurückführen, welche ihnen bei dem erwachsenen Tier zukommen. Eine derartige Anpassung ist undenkbar ohne radikalen Umbau der p^2 und p^3, wodurch dieselben denn auch gezwungen sind, zeitweilig zum embryonalen Zustand zurückzukehren, d. h. zum Stadium kleiner Tuberkel.

Die larvalen p^2 und p^3 sind in der Tat typische lokomotorische Hakenbeine, während bei dem erwachsenen Tier die p^2 die Funktion von Tastern ausüben, die p^3 dagegen zum Herumschleppen der Eier und zum Reinigen des Körpers von anhaftenden Fremdkörpern dienen (PRELL, 1910). Es liegt demnach auf der Hand, daß ein Bein, um in einen Taster umgewandelt zu werden, wesentliche Abänderungen erfahren muß, und im gegebenen Fall haben wir es mit einer Erscheinung der gleichen Art zu tun, wie bei der Verwandlung der Abdominalsegmente von *Spirographis spallanzanii* in thoracale Segmente, nachdem der vordere Körperabschnitt des genannten Wurms abgeschnitten worden ist (IVANOFF, 1912).

c. Von ectodermalen Bildungen der Pantopodenlarven verdienen die Ventralorgane eine gewisse Beachtung. Darüber, welche Bedeutung diesen unzertrennlich mit dem centralen Nervensystem der Larven verbundenen Organen beizumessen ist, finden wir bei MORGAN (1891) an verschiedenen Stellen seiner Arbeit verschiedene Angaben. An der einen Stelle hält er die Ventralorgane für eine Anhäufung von Teloblasten, welche die Ganglien des Nervensystems hervorgehen lassen. In einem andern Kapitel seiner Arbeit betrachtet MORGAN die uns beschäftigenden Gebilde als ein Rudiment irgendwelcher Organe, welche bei den Vorfahren der Pantopoden funktionierten. Die gleiche

Auffassung habe auch ich in meiner Arbeit vom Jahre 1911 vertreten.

Gegenwärtig jedoch scheint mir die teloblastische Bedeutung der Ventralorgane immer mehr und mehr Wahrscheinlichkeit zu erlangen. Die Ventralorgane stellen eingestülpte Ectodermbezirke dar, welche aus großen Zellen, Neuroblasten, bestehen. Letztere lassen durch ihre intensive Teilung Ganglienzellen entstehen. Das fernere Schicksal der Organe kann variieren. Bei den einen Pantopoden treten die Ventralorgane in den Bestand der Ganglien selbst und verschmelzen, nachdem sie ihre Funktion erfüllt haben, mit der ganzen Ganglienmasse. Bei andern Pantopoden dagegen (*Chaetonymphon*) behalten sie eine von den Ganglien gesonderte Lage und erscheinen in Gestalt kleiner, einschichtiger zelliger Bläschen, welche mit dem betreffenden Ganglion vermittels eines Büschels von Nervenfasern kommunizieren. Allein auch hier verschwinden die Ventralorgane bei dem erwachsenen Tier mit der Zeit spurlos.

Zugunsten eines teloblastischen Charakters der Ventralorgane spricht eine ganze Reihe von Angaben. Erstens spricht dafür die regelmäßige Anordnung und die beträchtliche Größe ihrer Zellen, welche an die Neuroblasten vieler andrer Arthropoden erinnern; zweitens sind die Ventralorgane, wie dies schon von Morgan (1891) hervorgehoben worden ist, die einzige Stelle der Ganglien, wo eine Teilung der Zellen (durch zahlreiche Mitosen) beobachtet wird. Drittens ist die scharf ausgesprochene Sonderung der Ventralorgane von den Ganglien eine verhältnismäßig seltene Erscheinung.

Endlich haben wir in den ganglіösen Einstülpungen verschiedener Arachnoideen den Ventralorganen völlig analoge Bildungen. Bei den Arachnoideen unterscheiden sich die Elemente der Wandungen dieser Einstülpungen in histologischer Hinsicht so wenig von den Ganglienzellen, daß die Einstülpungen selbst keiner besonderen Bezeichnung, in der Art von »Ventralorgane«, bedürfen.

Ich glaube mich daher völlig Heymons anschließen zu können (1901, S. 127 u. 128), welcher die Bedeutung der Ventralorgane als selbständige Bildungen (Sinnesorgane oder dergleichen) leugnet und sie für einfache »Bildungsherde« für die Ganglien des Nervensystems hält.

In wie weit die Anordnung der Ventralorgane einen streng metameren Charakter aufweist, ist schwer zu entscheiden. Bezüglich der Organe der Bauchnervenkette wird man die Metamerie der Anordnung bedingungslos zugeben können. Wollte man das gleiche auch für den

präoralen Körperabschnitt annehmen, so müßte derselbe aus einem Segment bestehen, da ich in ihm nur ein einziges Paar typischer Ventralorgane gefunden habe. Zieht man übrigens die Übereinstimmung in der Innervation der Augen mit der Innervation der Ventralorgane in Betracht, so wird man bei der Bildung des präoralen Abschnitts die Anteilnahme einer größeren Anzahl von Segmenten zugeben können.

Gegen eine vollständige Metamerie der Ventralorgane spricht namentlich der Umstand, daß bei *Scolopendra* (Heymons, 1901, S. 125) eine mit einem Ventralorgan durchaus übereinstimmende Bildung von der Wand des Stomodäums gebildet wird und das Ganglion frontale des sympatischen Nervensystems hervorgehen läßt.

d. Die Herkunft des postembryonalen Mesoderms ist in meiner Arbeit leider nicht vollkommen genug aufgeklärt worden, weshalb ich es nicht wage, die Entwicklung der Pantopoden in dieser Hinsicht mit derjenigen der übrigen Arthropoden zu vergleichen. Ich glaube eine Tatsache als unbedingt erwiesen hervorheben zu können, und zwar das ausnahmslose Fehlen von Cölomsäcken auf allen Stadien der Entwicklung der Pantopoden. Sowohl bei der sechsfüßigen Larve, wie auch später, haben die Mesodermanlagen das Aussehen massiver Zellenanhäufungen.

e. Die Entstehung des Herzens der Pantopoden ist ganz eigenartig, wie man dies unter Berücksichtigung seines originellen anatomischen Baues auch voraussetzen konnte. Das Herz der Pantopoden (Dohrn, 1881) stellt nicht etwa eine selbständige Röhre dar, gleich dem Herzen der übrigen Arthropoden, sondern es besteht nur aus zwei längsgerichteten verticalen Membranen, welche zwischen der Rückenwand des Körpers und dem Darm ausgespannt sind. Das Herz besitzt demnach an seinen dorsalen und ventralen Flächen keine eignen Wandungen. Die Bildung des Herzens (siehe oben) erfolgt in sehr einfacher Weise, und zwar auf Kosten jener dünnen Bindegewebsstränge, durch welche der Darm mit den Wandungen des Körpers verbunden ist. In seiner Entstehungsweise unterscheidet sich das Herz in keiner Weise von der horizontalen Membran, welche die Höhle des Körpers in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt einteilt. Irgendwelche spezielle Cardioblasten, auf deren Kosten das Herz der meisten übrigen Arthropoden gebildet wird, habe ich nicht finden können und vermute, daß solche hier fehlen.

Die Wandungen des Herzens bewahren bis zu den spätesten der von mir untersuchten Stadien ihren bindegewebigen Charakter. Die Anlage der zukünftigen Muskelschicht wird vielleicht durch die

Anhäufung von Kernen in den intersegmentalen Bezirken der Herzwandungen gebildet. Den eigenartigen Charakter des Ursprungs des Herzens wird man wahrscheinlich dadurch erklären können, daß Cardioblasten nur da angetroffen werden, wo sich mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Mesodermstreifen finden, sowie Somiten, welche sich zu den Seiten des Darmes weit nach oben erstrecken. Indessen ist das postembryonale Mesoderm der Pantopoden, wie wir gesehen haben, nur sehr schwach ausgebildet und konzentriert sich hauptsächlich in den Anlagen der Gliedmaßen.

f. Die Genitalanlage der Pantopoden ist vor allem durch ihre sehr späte Differenzierung ausgezeichnet. Die determinative Natur der Furchung einerseits und die frühe Absonderung der Genitalzellen bei den verschiedenartigsten Pantopoden anderseits, gestatten die Annahme, daß die Genitalanlage sich bei den Pantopoden im Vergleich zu andern Elementen des Embryos mehr oder weniger früh absondert. In Wirklichkeit treten Komplexe von Genitalzellen schon vor Beendigung der Metamorphose auf. Ich habe bereits von den Ursachen gesprochen, welche mich daran hindern die sogenannten excretorischen Zellen der Larven für Genitalzellen anzusehen, obgleich der Gedanke an eine derartige Bedeutung der erwähnten Zellen mir häufig gekommen war; andre Zellen, in denen man die Genitalanlage hätte erblicken können, sind in dem Körper der sechsfüßigen Larve indessen nicht vorhanden. Wie dem nun auch sein mag, so kann ich mich doch nur schwer mit der Annahme einer späten Absonderung der Genitalzellen versöhnen und beabsichtige in nächster Zeit meine Beobachtungen nachzuprüfen.

Beachtung verdient auch die metamere Anordnung der Genitalzellen bei den Larven von *Phoxichilus* und *Chaetonymphon*. Es versteht sich von selbst, daß die metamer angeordneten Gruppen von Genitalzellen wahrscheinlich aus einer gemeinsamen primären Genitalanlage hervorgehen. Man wird demnach nachstehendes Schema für die Entwicklung des Genitalsystems bei den Pantopoden geben können. Ein Paar Urgenitalanlagen (welche höchst wahrscheinlich aus einer einzigen »Urkeimzelle« entstehen), lassen metamer angeordnete Gruppen von Genitalzellen aus sich hervorgehen. Letztere verschmelzen hierauf jederseits zu einem massiven Strang. Beide Stränge verbinden sich auf späteren Stadien miteinander oberhalb des Darmes, und zwar entweder auf ihrem ganzen Verlauf (*Phoxichilidium* nach Loman, 1907), oder aber nur an der Basis des Hinterleibes (die übrigen Pantopoden).

Das Stadium der metamer angeordneten paarigen Gruppen von

Genitalzellen erinnert an die Entwicklung der Insekten. Dieses Merkmal spricht indessen natürlich nicht für irgendwelche genetische Verwandtschaft der Pantopoden mit den Tracheaten, sondern es weist vielmehr auf die große Ursprünglichkeit des Charakters der Entwicklung des Genitalsystems bei den Pantopoden hin (vgl. die Annelida Polychaeta).

Phylogenetische Schlußfolgerungen. Einen der obligatorischen Paragraphen einer jeden embryologischen Arbeit bildet das von den phylogenetischen Beziehungen der betreffenden Tiergruppe handelnde Kapitel. Es ist dies durchaus verständlich, indem die Phylogenie irgendeiner Gruppe von Tieren mehr als zur Hälfte auf dem biogenetischen Gesetz der Entwicklung begründet ist. Die Embryologie der Pantopoden liefert, wie wir sofort sehen werden, eine gewisse Grundlage für die Entscheidung der Frage nach der Abstammung dieser Arthropoden.

Die drei am meisten verbreiteten Auffassungen von der Phylogenie der Pantopoden bestehen darin, daß nach der einen derselben die Pantopoden Verwandte der Krebse darstellen, nach der andern sie zu den Arachnoideen zu stellen sind, während die Vertreter der dritten Auffassung die Pantopoden direkt von den Anneliden herleiten, und zwar als eine Gruppe, welche weder mit den Crustaceen, noch mit den Arachnoideen in unmittelbarem Zusammenhang stehen.

Eine der neuesten und ausführlichsten Arbeiten über die Embryologie der Pantopoden, und zwar der Aufsatz von Meisenheimer (1902) enthält zahlreiche Beweisgründe, welche zugunsten der ersten der oben angeführten Annahmen sprechen. Meisenheimer findet vor allem eine Ähnlichkeit in der Gastrulation von *Ammothea* mit derjenigen der Entomostraken (namentlich von *Branchipus* und *Chondracanthus*); indessen hebt er die wesentliche Übereinstimmung der Larvenformen beider Tiergruppen (des Nauplius und der sechsfüßigen Larve) ganz besonders hervor. Außer der gleichen äußeren Gestalt findet Meisenheimer bei den miteinander verglichenen Formen auch noch eine Übereinstimmung in der Einrichtung der Extremitätendrüsen, des centralen Nervensystems, der Sehorgane, des Darmes und zum Teil auch der Muskulatur.

Die Vergleichung mit dem *Nauplius* wird von Meisenheimer sehr gut durchgeführt, und ich muß bemerken, daß ich selbst das Verzeichnis der auf einen Zusammenhang zwischen den Pantopoden und Crustaceen hinweisenden Merkmale durch eine Reihe neuer Angaben ergänzen kann. Erstens besitzen die Pantopoden eine deter-

minative Entwicklung und dazu noch von ganz gleichem Typus, wie die *Crustacea Entomostraca*. Die Ähnlichkeit mit den *Copepoda* und *Cirripedia* kann, wie wir schon gesehen haben, bis in Einzelheiten durchgeführt werden. Das Entoderm und das Mesoderm der Embryonen der Pantopoden sind den entsprechenden Bildungen bei den Entomostraken durchaus homolog. Wenn zweitens die Anlage der p^1 bei *Pycnogonum* in Gestalt eines gewöhnlichen Schreitbeins und die spätere Verwandlung desselben in eine Schere auch nicht direkt zugunsten der ersteren Auffassung Zeugnis ablegt, so spricht sie doch jedenfalls gegen eine Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachnoideen. Bei den Arachnoideen ist der scherenähnliche Bau der Cheliceren ein primäres Merkmal; es wird dies durch die Entwicklung von *Ischnocolus* (Schimkewitsch, 1911) besonders gut verdeutlicht, bei dem die Cheliceren vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei das Aussehen von Scheren aufweisen. Im Gegensatz hierzu zeigt uns die Entwicklungsgeschichte von *Pycnogonum*, daß bei den Pantopoden die Scheren eine sekundäre Bildung darstellen. Das dritte der von mir anzuführenden Merkmale endlich besteht in der Möglichkeit die excretorischen Zellen der Pantopodenlarven mit den Augendrüsen des Nauplius von *Lernaea* zu vergleichen (Pedaschenko, 1898). In der Tat besitzen beide verglichene Gebilde die gleiche Anordnung und einen ähnlichen Ursprung (aus dem Mesoderm). Die Zusammensetzung der Augendrüsen von *Lernaea* aus vielen Zellen hindert eine Vergleichung nicht, indem bei *Chaetonymphon* jederseits mehrere excretorische Zellen vorhanden sind.

Eine Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachnoideen ist in letzterer Zeit durch Morgan (1891) und Meinert (1899) vertreten worden. Die Entwicklung des Nervensystems, wie sie aus der Beschreibung hervorgeht, sowie die Anwesenheit von Höhlungen in den Ganglien (in Gestalt der Ventralorgane) weisen in der Tat eine gewisse Ähnlichkeit auf. Allein abgesehen von diesem einen Merkmal ist in der ganzen übrigen Entwicklung der beiden miteinander verglichenen Gruppen nichts gemeinsames zu bemerken, so daß die Annahme einer gewissen Verbindung zwischen den Pantopoden und den Arachnoideen meiner Ansicht nach endgültig fallen gelassen werden muß.

Besprechen wir nunmehr, um dies zu beweisen, die verschiedenen Argumente, welche von Morgan und Meisenheimer zugunsten ihres Gesichtspunktes vorgebracht werden.

Nach Morgan ist die Verwandtschaft mit den Arachnoideen bei den Pantopoden vor allem in der Bildung des Entoderms durch multipolare Delamination und durch die Anwesenheit von Cölomsäcken in

den Anlagen der Beine ausgesprochen. Wie aus meiner Arbeit hervorgeht, finden wir bei den Pantopoden weder eine Delamination noch Cölomsäcke.

Ein weiteres übereinstimmendes Merkmal bietet die Anwesenheit in die Beine hereinreichender Darmdivertikel bei beiden Gruppen. Eine Ähnlichkeit in dieser Hinsicht läßt sich nicht ableugnen, allein MEISENHEIMER ist bemüht, die Bedeutung dieses Merkmals abzuschwächen, indem er behauptet, auch die Crustaceen neigten zur Bildung seitlicher Einstülpungen des Darmes (*Daphnia*, Larve von *Apus*), welche bei ihnen nur schwächer ausgesprochen sind.

Der scherenartige Charakter des ersten Extremitätenpaares ist bei beiden Gruppen, wie dies aus dem oben Gesagten hervorgeht, höchstwahrscheinlich das Ergebnis einer Konvergenz, nicht aber eines genetischen Zusammenhangs zwischen den Pantopoden und den Arachnoideen.

Die von MEINERT vorgebrachten Argumente fallen zum Teil zusammen mit den soeben erörterten. Als neu erscheint folgendes: 1) Der Schnabel der Pantopoden kann mit dem Rostrum der Arachnoideen verglichen werden (siehe oben). 2) Die Spinndrüsen der Pantopodenlarven sind den Chelicerengiftdrüsen der Arachnoideen homolog. Diese Behauptung ist so sehr unbegründet, daß sie mit Stillschweigen übergangen werden kann. 3) Die Pantopoden sind, im Gegensatz zu den Crustaceen, mit Nebenkrallen versehen. Ich bin geneigt das Vorhandensein von Ergänzungskrallen bei den Pantopoden auch in dieser Hinsicht als eine nur zufällige Übereinstimmung mit den Arachnoideen anzusehen. Die ursprüngliche, oder die Grundform der Pantopodenextremität erblicke ich in den drei vorderen Beinpaaren, welche niemals Ergänzungskrallen tragen. Erkennen wir indessen eine Verwandtschaft zwischen den Pantopoden und den Arachnoideen an, so würden wir die p^3 der Pantopoden mit dem ersten Paar von Schreitbeinen der Spinnen vergleichen und Ergänzungskrallen an ihnen finden müssen.

Die Pantopoden weisen demnach zu wenig gemeinsame Züge mit den Arachnoideen auf, als daß wir von einer Verwandtschaft dieser Tiere untereinander reden könnten.

Was die Frage darnach betrifft, ob die Pantopoden und Crustaceen aus einer gemeinsamen Wurzel entstanden sind, oder ob beide Gruppen ganz unabhängig voneinander von den Anneliden herstammen, so läßt sich dieselbe wohl kaum mit völliger Sicherheit beantworten.

Eine große und mannigfaltige Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der Pantopoden und derjenigen der Entomostraken läßt

sich nicht leugnen; sie tritt in einer ganzen Reihe von Merkmalen zu Tage. Man wird aber gleichzeitig auch auf einige wesentliche Züge im Bau der Pantopoden hinweisen müssen, welche sich in keiner Weise mit der Organisation der Crustaceen vergleichen lassen. Der Schnabel und die Einästigkeit der Extremitäten legt ein gewichtiges Zeugnis ab gegen eine nahe Verwandtschaft mit den Crustaceen. Die zweiästige Extremität wird beiden Krebsen überall angetroffen, bis zu deren höchststehenden Vertretern; dieses Merkmal wird weder durch die Lebensweise, noch durch partielle Unterdrückung der Metamorphose verwischt (viele Decapoda Macrura). Bei den Pantopoden können dagegen nicht die geringsten Hinweise auf einen früheren zweiästigen Charakter der Beine angeführt werden.

Aus diesem Grunde ist es wohl am richtigsten, die Pantopoden und die Crustaceen als zwei gleichwertige Klassen der Arthropoden anzusehen, welche von einer Gruppe der Anneliden divergieren. Wo sich aber der Ausgangspunkt der Divergenz befindet, ob unter den Anneliden selbst, oder höher, in einer Gruppe irgendwelcher hypothetischer Protostraca, läßt sich schwer entscheiden.

Indem ich meine Arbeit beschließe, halte ich es für meine angenehme Pflicht, meinen Lehrern, den Herren Professoren M. T. Schewiakoff und M. A. Schimkewitsch für ihr ständig an den Tag gelegtes teilnehmendes Interesse an meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ich benutze die Gelegenheit, die Herren K. M. Derjugin, G. A. Kluge und D. M. Fedotof, welche mir durch Sammeln von Material behilflich waren, sowie die physiko-mathematische Fakultät der Universität zu St. Petersburg, die mir die Mittel für die Ausführung der Zeichnungen für meine Arbeit bewilligte, meiner aufrichtigen Erkenntlichkeit zu versichern.

St. Petersburg, im Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

1888. G. Adlerz, Bidrag till Pantopodernes morfologi och utvecklings historia. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XIII. Afd. 4.

1908 M. Agar, Note on the early development of a Cladoceran (Holopedium gibberum). Zool. Anz. Bd. XXXIII. S. 420—427.

1902. M. Bigelow, The early development of Lepas. Bull. Harv. Coll. Vol. XV. Nr. 2. 12 Plates.

1892. A. Brauer, Über das Ei von Branchipus grubei von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss. Berlin. S. 1—66. 3 Tafeln.

1882. Lucifer Brooks, A Study in Morphology. Philosophical Transact. London. Vol. CLXXIII.

1907. G. Carpenter, Pycnogonidae of the Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean. Trans. Linnean Soc. Vol. XII. P. I.

1911. V. Dogiel, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII.

1869. A. Dohrn, Über Entwicklung und Bau der Pycnogoniden. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. V.

1878. — Neue Untersuchungen über Pycnogoniden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. I.

1881. — Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. Bd. III.

1854. C. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen.

1879. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II.

1881. — Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ibid. Bd. III

1894. V. Häcker, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. VIII. S. 35—54. Taf. II.

1905. P. Hallez, Observations sur le parasitisme des larves de Phoxichilidium chez Bougainvillea. Arch. Zool. exp. et gén. (4) Tome III. S. 133—145. Pl. VI.

1897. R. Heymons, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.

1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Hft. 33.

1862. Hodge, Observations on a species of Pycnogon (Phoxichilidium coccineum). With an attempt to explain the order of its development. Transact. Tyneside Nat. Field Club. S. 124—136.

1881a. P. Hoek, Report on the Pycnogonida dredged by H. M. S. Challenger. Report on the scient. results of the voyage etc. Zoology. Vol. III.

1881*b*. — Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. Zool. exp. et gén. Vol. IX.

1895. E. Holmgren, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens. Kongl. Svenska Vetenskabs. Akad. Handling. Bd. XXVII.

1898. J. Ihle, Über die Phylogenie und systematische Stellung der Pantopoden. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII.

1912. P. Iwanow, Регенеративные процессы у многощетинковыхъ червей.

1892. S. Jourdain, Affinités zoologiques des Pantopodes. Comptes Rend. Soc. Biol. Paris. (9) Tome IV.

1909. G. Kautzsch, Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica Clarck. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXVIII. S. 477—539. Bd. XXX. S. 535—603.

1891. K. Kishinouye, On the development of Araneina.

1905. N. Koltzoff, Изслѣдованія о спермiяхъ десятиногихъ раковъ. Москва. 5 табд.

1892. A. Kowalevsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane der Pantopoden. Mém. Acad. Sc. S. Pétersbourg. VII. ser. Vol. 38. Nr. 12. S. 1—9.

1840. H. Kröyer, Om Pycnogonidernes Forvandlinger. Naturhist. Tidskr. (1) 3 Bd. S. 299—306. Pl. III.

1845. — Bidrag til Kundskab om Pycnogoniderne eller Söspindlerne. Ibid. (2) 1 Bd. p. 90—139. Pl. I.

1911. A. Kühn, Über determinierte Entwicklung bei Cladoceren. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 345—357.

1883. R. Lendenfeld, Die Larvenentwicklung von Phoxichilidium plumulariae. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.

1904. I. Loman, Pipetta weberi n. g. et n. sp. with notes about the proboscis of the Pycnogonida. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (2) Deel 8. p. 259—266.

1907. — Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (2) Deel. 10.

1906. I. Mc Clendon, On the development of parasitic Copepods. Biol. Bull. Lab. Woods Holl. Vol. XII.

1895. I. Mc Murrich, Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morphology Boston.

1909a. E. Martini, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Oikopleura longicauda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1909b. — Idem. II. Fritillaria pellucida. Ibid. Bd. XCIV.

1912. — Idem. III. Hydatina senta. IIbid. Bd. CII.

1899. F. Meinert, Pycnogonida. The Danisch Ingolf-Expedition. Vol. III, Part 1.

1902. J. Meisenheimer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII.

1902a. — Über die Entwicklung der Pantopoden und ihre systematische Stellung. Verh. Deutschen Zool. Ges. S. 57—64.

1906. H. Merton, Eine auf Tethys leporina parasitisch lebende Pantopodenlarve. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVIII. p. 136—143. Taf. VIII.

1891. T. Morgan, Contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonida. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. V.

1908. A. Norman, The Podosomata (= Pycnogonida) of the temperate Atlantic and Arctic Oceans.

1906. J. Philiptschenko, Anatomische Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV.

1912. — Развитіе изотомы (Isotoma cinerea Nic.). 5 таблицъ.

1904. W. Plotnikow, Über die Häutung und über einige Elemente in der Haut bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. S. 333—366. Taf. XXI—XXII.

1907. — Къ вопросу о линяніи насѣкомыхъ. Труды СПБ. Общ. Естествоиспытателей Т. XXXVIII. p. 17—23.

1909. H. Prell, Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Pantopoden. Bergens Museum Aarbok. Nr. 10.

1912. F. Richters, Eine Pantopodenlarve von Gabelsflach (Kieler Förde). Zool. Jahrb. Supplement 15.

1893. P. Samassa, Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moina rectirostris. II. Daphnella, Daphnia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.

1900. M. Samter, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

1891. G. O. Sars, Pycnogonidea. Den Norske Nordhafs-Exped. Bd. XX.

1896. W. Schimkewitsch, Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI.

1906. — Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXI. S. 1—95. Taf. I—VIII.

1908. — Über die Pantopoden von St. Vaast-la-Houge und Roscoff. Ежегодникъ Имп. СПБ. Акад. Наукъ, Т. 13.

1911. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. I—III. Bullet. de l'Acad. Impér. d. Sc. St.-Pétersbourg.

1874. C. Semper, Über Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. I.

1901. M. Sudler, The Development of Penilia schmackeri Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXIX. p. 109—138. 3 Plates.

1909. E. Taube, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Furchung und Gastrulation. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1898. Uzel, Studien über die Entwicklung der Apterygoten-Insekten. Königgrätz.

1890. E. Verson, Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. Reale Staz. bacol. di Padova.

1912. C. Vollmer, Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. S. 646—701. Taf. XXX u. XXXI.

1896. J. Wagner, Наблюденія надъ развитіемъ Arthropoda. Тр. СПБ. О. Ест. Т. XXVI.

1891. Wheeler, Neuroblasts in the Arthropod embryo. Journ. Morph. Boston. Vol. IV.

1898. R. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. S. 596—625. Tf. XIX u. XXXI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Alle Abbildungen beziehen sich auf die Entwicklung von *Pycnogonum litorale*.

Fig. 1. Ausbildung der sechsfüßigen Larve im Ei. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Fig. 2. Embryo von der Ventralseite gesehen; Stadium des Auftretens der medianen Ventralfurche.

Fig. 3. P^1 des Embryos mit noch nicht zur Entwicklung gelangtem unbeweglichen Scherenast. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 4. Längsschnitt durch die p^1 der sechsfüßigen Larve mit den Spinndrüsen und einer Hautdrüse (*Hd*2) und der Ausmündung. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 5. P^2 einer sich zur ersten Häutung vorbereitenden sechsfüßigen Larve. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 6. Hydrant von *Clava multicornis* mit einer an seiner Basis sitzenden Larve von *Pycnogonum*.

Fig. 7. Oberes Schlundganglion der Larve mit seinen Ventralorganen (*Vo*). Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 8. Zellen mit Concretionen aus der Leibeshöhle der Larven. Ocul. 4; Object. Hom.Imm. 1/12 mm.

Fig. 9. Schräger Schnitt durch die p^1 mit den Spinndrüsen (*Spdr*) und Scherendrüsen (*Schdr.*). Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 10. Querschnitt durch die p^1 auf dem Niveau der Spinn- und Scherendrüsen. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 11. Extremität des zweiten Paares einer sechsfüßigen Larve. Im Innern der Extremität Blutzellen und die Drüse (*Dr*) des Basalgliedes des Beines. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 12. Schnitt durch einen Bezirk der Hydrorhyza von *Clava* und das Vorderende einer an ihr befestigten Larve. *R*, Schnabel der Larve. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Larve. *FK*, Zellen mit Concretionen. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch ein auf dem Stadium der Rückbildung der p^1 fixierten Larve. *R*, Schnabel; *S*, Sehne. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch die atrophierenden p^1 der auf Fig. 14 abgebildeten Larve. *Ruz*, runde, das Produkt der Zerstörung von Muskelfasern der p^1 darstellende Zellen; *Spdr*, Überreste der Spinndrüsen. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 16. Querschnitt durch den Darm einer sechsfüßigen Larve. *Dz*, im Innern einer Darmepithelzelle der Verdauung unterliegende Dotterzelle. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 17. Querschnitt durch das Vorderende einer Larve; *Au*, Augen; *Schk*, Schlundcommissuren; *Exz*, Excretorische Zellen. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 18. Querschnitt, etwas hinter dem in Fig. 17 dargestellten, geführt; *D*, Anfang des Mitteldarms; *Dr*, Drüsen der Speiseröhre. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Tafel XVIII.

Alle Abbildungen (mit Ausnahme der Fig. 20—23) beziehen sich auf die Entwicklung von *Nymphon strömii*.

Fig. 1. Embryo von *Nymphon strömii*. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 2. Sechsfüßige Larve mit auftretenden Anlagen der p^4; *Rdr*, Schnabeldrüse; *Rg*, Schnabelganglion. Ocul. 8; Object. 8.

Fig. 3. Glatte Muskelfaser aus der Leibeshöhle einer sechsfüßigen Larve. Ocul. 4; Objekt. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 4. Runde Zelle einer Hautdrüse mit Belagzellen. Ocul. 4; Object Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 5. Querschnitt durch eine sechsfüßige Larve; *Dd*, seitliche Darmdivertikel. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 6. *a*, Riesenkern; *b*, normaler Kern eines in der Furchung begriffenen Kernes von *Nymphon strömii*. Ocul. 8; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 7. Kern aus einer Ectodermzelle eines Embryos von *Nymphon*. Ocul. 8; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 8—12. Verschiedene Stadien des Zerfressens des Dotters durch Dotterkerne; *K*, Kern. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 13. Frontalschnitt durch einen Embryo; *Spdr*, Spinndrüse. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 14. Zellen mit Concretionen aus der Leibeshöhle einer sechsfüßigen Larve. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 15. Schnitt durch das Basalglied der p^4 einer sechsfüßigen Larve mit dem Dorn des Basalglieds, der dem Dorn entsprechenden Drüse (*Dr*) und einer den Chitinbelag des Drüsenausführganges ausscheidenden Zelle. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 16. Letztes Glied der p^2 einer sechsfüßigen Larve. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 17. Excretorische Zellen der sechsfüßigen Larve nach deren Färbung mit Neutralrot. Ocul. 4 mm; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch eine sechsfüßige Larve. *Mstr*.. den Darm mit der Hypodermis verbindender Strang; *Spdr*, Spinndrüse; Ventralorgan eines Ganglions der Schlundcommissur. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 19. Excretorische Zelle einer sechsfüßigen Larve. Sublimat; Boraxcarmin. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 20. *Chaetonymphon*. Sechsfüßige Larve von der Ventralseite gesehen; *Hdr*, Ausmündung der Hautdrüsen. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 21. *Chaetonymphon*. Larve des II. Stadiums mit Anlagen der p^4. Ocul. 4; Object. 2 Leitz.

Fig. 22. *Chaetonymphon*. Zwei excretorische Zellen nach Färbung mit Heidenhainschem Hämatoxylin und Eosin. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 23. *Chaetonymphon*. Larve des III. Stadiums; *Spf*, Spinnfaden. Ocul. 4; Object. 2 Leitz.

Fig. 24. Extremität des ersten Paares einer sechsfüßigen Larve von *Nymphon strömii*. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 25. *Nymphon strömii*. Kern einer Eizelle mit ihn umgebenden Dotterkörnchen. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Tafel XIX.

Alle Abbildungen (mit Ausnahme der Fig. 6 u. 13) beziehen sich auf die Entwicklung von *Eudeis spinosus*.

Fig. 1. Sechsfüßige Larve; *Gg*, oberes Schlundganglion; *Hdr*, Hautdrüsen; *M*, Muskeln; *Schdr*, Scherendrüse. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 2. Larve des II. Stadiums; *Dd*, seitliche Darmdivertikel; *Mstr*, Bindegewebsstränge zwischen Darm und Hypodermis; *Vo*, Ventralorgane. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 3. Larve des III. Stadiums; *A*, After. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Fig. 4. Larve des IV. Stadiums; Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 5. Querschnitt durch die Ventralorgane, von denen sich die Zellen eines zukünftigen Bauchganglions abzusondern beginnen. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 6. *Chaetonymphon*. Zellen mit Einschlüssen aus der Leibeshöhle einer Larve. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 7. Hydrant von *Obelia* mit an ihm festgeklammerter Larve des III. Stadiums. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 8. Larve des IV. Stadiums auf einem Hydrant von *Obelia*. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Larve des VII. Stadiums zwischen den p^4 und p^5; *Gen*, Geschlechtsdrüsen; *H*, Herz. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 10. Vorderende einer Larve des VII. Stadiums; die rechte und linke Hälfte der Zeichnung stellen verschiedene Phasen in der Reduktion der p^1 dar. Aus zwei Präparaten combiniert. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 11. Den Körper durchsetzende Querscheidewand mit in derselben sich differenzierenden Genitalzellen (*gen*). Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 12. Querschnitt durch die p^1 einer Larve auf dem Niveau der Spinn- und Scherendrüsen (*Schdr*). Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 13. *Chaetonymphon.* Querschnitt durch eine Larve mit Anlagen der Genitaldrüsen (*gen*) im Innern einer die Leibeshöhle durchsetzenden Scheidewand. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Tafel XX.

Alle Abbildungen beziehen sich auf die Entwicklungsgeschichte von *Ammothea laevis*.

Fig. 1. Sechsfüßige Larve, in der für sie charakteristischen Stellung auf einem *Obelia*-Hydrant sitzend.

Fig. 2. Querschnitt durch den Schnabel im Niveau der Schnabeldrüsen.

Fig. 3. Sechsfüßige Larve. *Hdr*, Hautdrüsen; *Rdr*, Schnabeldrüsen; *Rg*, Schnabelganglion; *Schdr*, Scherendrüse.

Fig. 4. Larve des II. Stadiums. *Vo*, Ventralorgane der Ganglien des Segments der p^4.

Fig. 5. Larve des III. Stadiums von der Dorsalseite gesehen; *Exz*, excretorische Zellen.

Fig. 6. Gipfel des Schnabels einer sechsfüßigen Larve.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Larve des IV. Stadiums auf dem Niveau des oberen Schlundganglions und der zwei ersten Bauchganglien (g^1 und g^2).

Fig. 8. Larve des IV. Stadiums.

Fig. 9. Larve des V. Stadiums.

Fig. 10. Larve des VI. Stadiums (die p^2 sind auf dem Körper als Hintergrund schlecht zu sehen).

Fig. 11. Larve des VII. Stadiums; *Spdr*, Überreste der Spinndrüsen.

Tafel XXI.

Alle Abbildungen (mit Ausnahme der Fig. 8 und 10) beziehen sich auf die Entwicklungsgeschichte von *Anoplodactylus petiolatus*.

Fig. 1. Sechsfüßige Larve. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 2. Larve des II. Stadiums; *Schdr*, Scherendrüsen. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 3. Larve des III. Stadiums mit Rudimenten der p^2 und p^3. Ocul. 4; Object. 8 mm.

Fig. 4. Larve des IV. Stadiums. Ocul. IV; Object. 8 mm.

Fig. 5. Larve des V. Stadiums von der Ventralseite gesehen. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 6. Larve des V. Stadiums von der Dorsalseite gesehen; *A*, After. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 7. Querschnitt durch die Extremitäten des V. Stadiums. Zwischen dem Ectoderm und den Darmdivertikeln sind hier und da Mesodermzellen zu sehen. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 8. *Phoxichilidium.* Frontalschnitt durch eine sechsfüßige Larve; *Schk*, Schlundcommissuren; *M*, Muskeln. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 9. Vordere Extremität einer Larve von *Anoplodactylus* nach einem Totalpräparat. *D*, Darmdivertikel; *M*, Muskeln; *N*, Extremitätennerv, mit Verästelungen zu den Muskeln. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 10. *Phoxichilidium.* Sechsfüßige Larve. Ocul. 8; Object. 4 mm.

Fig. 11. Schnitt durch einen Darmwandabschnitt einer Larve von *Anoplodactylus.* Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 12. Dasselbe. *Na*, Nahrungseinschlüsse in den Zellen des Darmepithels. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 13. Schnitt durch den vorderen Teil des Nervensystems einer Larve des V. Stadiums. *Gg*, oberes Schlundganglion, auf welches die Speiseröhre und die zwei ersten Ganglien der Bauchnervenkette folgen; p^3, Rudiment des dritten Extremitätenpaares. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das hintere Körperende einer Larve des V. Stadiums; *A*, After. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Tafel XXII.

Die Fig. 1—8 beziehen sich auf *Anoplodactylus pygmaeus*, die Fig. 9—13 auf *A. petiolatus.*

Fig. 1. Befestigung der sechsfüßigen Larve an dem Hydrant von *Obelia.* Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 2. Sechsfüßige Larve; *Hdr*? — Hautdrüsen?. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 3. Larve des II. Stadiums mit Überresten der p^1 und p^3. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 4. Larve des IV. Stadiums; *Voo*, Ausmündung des Ventralorgane. Ocul. 8; Object. 8 mm.

Fig. 5. Larve des V. Stadiums; *A*, After. Ocul. 8; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 6. Hydrant von *Obelia* mit in seinem Innern parasitierender Larve. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 7. Auf einem Hydrant von *Obelia* ectoparasitierende Larve des V. Stadiums. Ocul. 4; Object. Nr. 3 Reichert.

Fig. 8. Sechsfüßige Larve in der Eihülle. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 9. Querschnitt durch die p^1 einer Larve des V. Stadiums; im Innern die großen Zellen der Scherendrüsen. Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 10. Dasselbe. Längsschnitt. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Bauchganglion mit dessen Ventralorgan Ocul. 4; Object. Hom. Imm 1/12 mm.

Fig. 12. Querschnitt durch das obere Schlundganglion mit dessen Ventralorgan (es ist nur die eine Hälfte der Schnitte abgebildet). Ocul. 4; Object. Hom. Imm. 1/12 mm.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Larve des IV. Stadiums auf dem Niveau der p^4. *Schdr*, eine Zelle der Scherendrüsen. Der Schnitt ist etwas schräg geführt worden. Ocul. 4; Object. 4 mm.

Bei der Anfertigung der Zeichnungen benutzte ich ein Compensationsocular und die Serie von Apochromatin eines ZEISSschen Mikroskops; die Fälle, wo Objective von REICHERT und LEITZ zur Anwendung kamen, sind besonders vermerkt worden.

Zur Morphologie der unpaaren Flossen.

III. Die Entwicklung des Skelettes der hypochordalen Caudalis von Pristiurus und der unpaaren Flossen von Acipenser.

Von

J. J. Schmalhausen,

Privatdocent und Assistent am vergleichend-anatomischen Institut der Universität Moskau.

Mit Tafel XXIII.

Die vorliegende Arbeit enthält einige nachträgliche Beobachtungen, welche meine früheren Angaben über die Flossenentwicklung[1] vervollständigen sollen. Der Liebenswürdigkeit meines Kollegen, Herrn M. Makuschok verdanke ich es, ein reichliches Material von *Acipenser ruthenus* zur Verfügung zu haben; ich spreche ihm hier meinen besten Dank dafür aus. Kürzer gefaßt, sind diese Beobachtungen schon in meiner russischen Arbeit über die unpaaren Flossen gedruckt[2].

I. Die Entwicklung des Skelettes der hypochordalen Caudalis von Pristiurus melanostomus.

Bei einem Embryo von *Pristiurus melanostomus*, welcher ungefähr 30 mm lang war (genau konnte ich ihn nicht messen, weil der Kopf abgeschnitten war) finde ich eine ganze Reihe noch ziemlich kurzer Knorpelradien, welche mit den entsprechenden Hämalbögen ein Kontinuum bilden und deren untere Enden in eine Mesenchymmasse eingebettet sind; in dieser Mesenchymmasse können wir einen Überrest der früher beschriebenen skeletogenen Platte erkennen. Die Knorpelradien der hypochordalen Caudalis erscheinen also, wenigstens in dem mittleren und hinteren Teile der Flosse, als untere Fortsätze der Bögen; proximal bestehen sie aus richtigem Knorpelgewebe, welches distalwärts allmählich in jüngeres Gewebe und schließlich in das dicke Mesenchym

[1] Zur Morphologie der unpaaren Flossen I und II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912 und Bd. CIV. 1913.

[2] Die unpaaren Flossen der Fische und deren Phylogenese. Mémoires de la Société des Naturalistes de Kieff. T. XXIII. 1913.

des erwähnten skeletogenen Streifens übergeht. Wir können hieraus schließen, daß die histologische Differenzierung dieser Skeletteile in axifugaler Richtung fortschreitet. Ebenso wie es bei andern Selachiern geschieht, wird das skeletogene Mesenchym zwischen den Radienanlagen allmählich lockerer, und zwar ebenfalls erst in den proximalen Teilen der Platte und dann allmählich weiter distalwärts — das Mesenchym wird mit der Ausbildung der Radienanlagen aufgebraucht, und es spielt dann auch noch längere Zeit im appositionellen Wachstume derselben eine große Rolle (als distaler Mesenchymstreifen), bis es endlich in späteren Stadien ohne Rest aufgebraucht wird. Wichtiger sind die Befunde am vorderen Ende der Skeletanlage. Auf der Fig. 1 ist dieses Stadium rekonstruiert. Das vordere Ende der skeletogenen Mesenchymplatte ist noch unberührt erhalten (*Sk.Pl*), weiter sind aber Differenzierungen in derselben eingetreten — bei *c* ist eine starke Mesenchymverdichtung zu sehen, welche gegenüber einem mit ihren Enden eben nur zusammengetroffenem Hämalbogenpaare liegt, ohne dasselbe zu berühren, und nicht anders als eine Radienanlage gedeutet werden kann; bei *b* und *a* sind eine prochondrale und eine junge Knorpelanlage zu sehen, welche, wenn auch nicht ganz von den entsprechenden Bogenpaaren unabhängig erscheinen, so doch einen gewissen Grad von Selbständigkeit zeigen: diese Anlagen sind nämlich gleichmäßig aus wenig differenziertem Gewebe aufgebaut, welches von den Hämalbögen durch eine Zwischenzone von jungem prochondralem Gewebe getrennt ist, dessen Zellen ziemlich stark abgeplattet sind; die unteren Bogen selbst bestehen aus deutlichem Knorpelgewebe, welches ganz scharf von der prochondralen Zwischenzone begrenzt ist. Auf den weiter hinten folgenden Fortsätzen, welche deutlich knorpelig erscheinen, ist keine Zwischenzone mehr nachweisbar — sie bilden mit den entsprechenden Bögen ein Kontinuum. Bei einem späteren Embryo, 32 mm lang, sind die knorpeligen unteren Fortsätze schon gut ausgebildet; die vorderen derselben scheinen an die unteren Bögen eben erst angewachsen zu sein. Dieses Stadium ist auf der Fig. 2 abgebildet; der Fortsatz *f* zeigt nur einen einseitigen Zusammenhang mit dem entsprechenden unteren Bogen; in diesem Segmente, wie auch in den weiter nach vorne folgenden, sind die Enden der Hämalbögen unten noch nicht zusammengetroffen; im Bereiche dieser Bögen, ganz unabhängig und dabei bedeutend entfernt von diesen, liegt eine Reihe deutlich begrenzter knorpeliger Radienanlagen (Fig. 2 *g*, *h*, *i*, *j*, *k*, *l*). Es ist bemerkenswert, daß diese Anlagen in der Zahl nicht mit den Elementen des Achsenskelettes übereinstimmen — sechs Knorpelstücke

liegen im Bereiche von drei unteren Bögen; ganz regelmäßig verteilt finden wir in jedem Segmente je zwei Radienanlagen. Auf einem nächstfolgenden Stadium, 33 mm lang, welches auf der Fig. 3 abgebildet ist, erscheint der dritte untere Fortsatz doppelt — offenbar entsprechen beide Zweige dieser Gabel zwei Radienanlagen, welche hier untereinander nicht verschmolzen sind; cranialwärts von den unteren Fortsätzen der hypochordalen Caudalis ist auch auf diesem Stadium eine Reihe freier knorpeliger Radienanlagen zu sehen. Die unteren Bögen der entsprechenden Gegend sind schon paarweise unter dem Hämalkanal vereinigt. Die cranialste Anlage stellt ein kleines, aber deutliches Knorpelcentrum vor, welches in eine dichtere Mesenchymmasse eingebettet ist (Fig. 3 *t*); weiter hinten folgen drei separate Knorpelstücke (*s*, *r*, *q*) und noch weiter zwei größere Knorpelstücke, deren eigentümliche Form offenbar die komplexe Natur derselben aufweist (*p*, *o*); man kann annehmen, daß beide Knorpelstücke Verschmelzungsprodukte von je zwei Anlagen vorstellen. Beide letzte Stücke (*p*, *o*) liegen je einem Bogenpaare gegenüber; die vier vorderen Anlagen entsprechen zwei Segmenten des Achsenskelettes; also liegen auch auf diesem Stadium je zwei Radienanlagen einem jeden Bogenpaare gegenüber. Die komplexen Knorpelstücke (*p*, *o*) zeigen uns auch den Weg, in welchem die Übereinstimmung mit der Segmentation des Achsenskelettes erzielt wird — die, im Bereiche eines Segmentes liegenden Anlagen verschmelzen paarweise untereinander, bevor sie an die unteren Bögen anwachsen. In einigen Fällen kann diese Verschmelzung sich verspäten, es wachsen beide Anlagen einzeln an das entsprechende Bogenpaar, und wir finden dann einen doppelten unteren Fortsatz, wie wir ihn auf der Fig. 3 sehen können. Bei einem *Pristiurus*-Embryo von 35 mm Körperlänge sehe ich in der hypochordalen Abteilung der Schwanzflosse vorne nur eine undeutliche Knorpelmasse, welche noch Spuren einer Selbständigkeit nachweisen läßt und distal an das Ende des vorderen Hämalfortsatzes angefügt ist. Der folgende Embryo ist 37 mm lang und im allgemeinen etwas höher entwickelt, man kann aber noch einige separate Anlagen in dem vorderen Teile der hypochordalen Caudalis desselben erkennen. Auf der Fig. 4 ist dieses Stadium abgebildet; der Knorpelradius *w* berührt eben das entsprechende Bogenpaar und ist mit demselben schon durch Vorknorpelgewebe verbunden; cranialwärts von diesem Knorpelradius (*w*) liegen zwei deutlich begrenzte Knorpelstücke (*x*, *y*), welche als Anlagen eines proximalen und eines distalen Gliedes eines Strahles gedeutet werden können; außerdem ist noch ein deutliches Knorpelstück

(*z*) zu sehen und einige nicht besonders bezeichnete weniger deutlich begrenzte Centren (Fig. 4).

Wir haben also gesehen, daß bei *Pristiurus* in der vorderen Hälfte der hypochordalen Caudalis eine ganze Reihe von Radien mehr oder weniger selbständig angelegt werden. Auf frühen Stadien werden die vorderen Radien als separate Mesenchymverdichtungen unabhängig von Teilen des Achsenskelettes angelegt; diese Anlagen verbinden sich aber schon im prochondralen Stadium mit den entsprechenden unteren Bögen; bis zum Knorpelstadium ist aber eine gewisse Selbständigkeit im histologischen Differenzierungsprozesse noch nachweisbar (Fig. 1). Auf späteren Stadien werden weiter cranialwärts noch mehrere Radien als separate Knorpelcentren in einer merkbaren Entfernung vom Achsenskelette angelegt; es ist interessant, daß diese Anlagen zahlreicher als die Elemente des Achsenskelettes sind und ziemlich regelmäßig zwei Knorpelcentren einem Bogenpaare gegenüberliegen (Figg. 2, 3). Bevor die Radienanlagen an die unteren Bögen anwachsen, werden sie vermittels Verschmelzungen an die Segmentation des Achsenskelettes angepaßt (Fig. 3). In derselben Reihenfolge, in welcher sie angelegt waren, wachsen die Radien an die entsprechenden Bogenpaare an und bilden dann ebensolche untere Fortsätze, wie die weiter hinten folgenden, welche im Zusammenhange mit dem Achsenskelette gebildet wurden (Figg. 1, 2, 3, 4). Schließlich werden vorne noch einige weniger regelmäßige Knorpelelemente angelegt, welche auch als Anlagen einzelner Glieder der Radien gedeutet werden können (Fig. 4) und danach verschmelzen auch diese mit dem Achsenskelette, wie wir das aus dem Befunde bei erwachsenen Tieren schließen müssen.

Das Resultat dieser Beobachtungen ist also ungefähr dasselbe wie auch das meiner früheren Untersuchungen über *Mustelus* und *Scyllium*; es könnte deswegen auch diese Mitteilung als überflüssig erscheinen; ich muß aber darauf aufmerksam machen, daß die Beweiskraft der Befunde bei *Pristiurus* höher ist, als dieselbe bei *Mustelus* und *Scyllium* es war. Bei *Mustelus* wird eine Reihe von Radien selbständig, aber doch in unmittelbarer Nähe am Achsenskelette angelegt; nur einige späteste Radien werden in einiger Entfernung angelegt; die Zahl der Anlagen stimmt mit der Zahl der Elemente des Achsenskelettes überein, und nur die allerspätesten drei Strahlen sind näher aneinander gerückt. Wichtiger waren die Beobachtungen bei *Scyllium*, wo eine ganze Reihe von Radien in weiter Entfernung vom Achsenskelette und oft in größerer Zahl angelegt werden. Obwohl ich auf

frühen, wie auch auf späteren Stadien, Radienanlagen auf verschiedensten Entwicklungsstadien treffe — vorne werden die Anlagen eben nur als Mesenchymverdichtungen sichtbar, hinten findet man alle Stufen eines allmählichen Anwachsens an die unteren Bögen, so kann ich doch nicht ganz unbestreitbar beweisen, (ich selbst halte aber dieses für eine allein mögliche Annahme), daß diese separaten Anlagen nicht nur den auch bei erwachsenen Tieren selbständigen vorderen Radien der hypochordalen Caudalis entsprechen. Auf keinem Stadium finde ich bei *Mustelus* mehr als acht separate Anlagen; aber auch beim erwachsenen Exemplare sind acht separate Radien vorhanden. Bei *Pristiurus* kann man aber die Unmöglichkeit einer phylogenetisch sekundären Abgliederung streng beweisen.

Es werden mehrere Knorpelradien in ziemlich großer Entfernung vom Achsenskelette angelegt; gleichzeitig kann man sechs bis acht Anlagen nachweisen; die gesamte Zahl frei entstandener Radien muß aber sehr viel größer sein, weil man Radienbildung am vorderen Ende der hypochordalen Flosse lange Zeit beobachten kann; auf verschiedensten Stadien sieht man vorne eben angelegte Knorpelcentra und weiter hinten eben an das Achsenskelet angewachsene Radien. Alle, oder beinahe alle Anlagen wachsen axipetal bis zur Berührung mit dem Achsenskelette und verschmelzen mit den Enden der unteren Bögen. Bei erwachsenen Exemplaren von *Pristiurus melanostomus* fand ich in einem Falle ein freies Knorpelstück unmittelbar vor dem ersten unteren Fortsatz in ziemlich weiter Entfernung von dem Bogenpaare (zu richtigem Dornfortsatz vereinigt) des entsprechenden Segmentes, und in einem andern Falle gar keinen freien Knorpelstrahl — alle Radien erscheinen als untere Fortsätze der Bögen, und nur dem ersten Fortsatze sitzt distal ein kleines Knorpelstückchen an. Das Skelet des vorderen Teiles der Schwanzflosse dieses letzten Exemplares ist auf der Fig. 5 abgebildet; das Präparat ist durch sehr sorgfältige Präparierung nach vorhergehender Färbung des Knorpels vermittels Viktoriablaulösung hergestellt; es konnte dabei kein kleinstes Knorpelstückchen übersehen werden und verloren gehen; alle Umrisse sind auf der Zeichnung möglichst genau wiedergegeben. Im Falle aber beim erwachsenen Tiere gar keine separaten Radien vorhanden sind (oder nur ein Radius), kann selbstverständlich auch gar keine Rede von einer sekundären Loslösung derselben vom Achsenskelette sein — die separaten Anlagen beim Embryo müssen unbedingt als Rekapitulation eines phylogenetisch früheren Zustandes gedeutet werden, anders bleiben die ontogenetischen Vorgänge unbegreiflich.

Diese Tatsachen sprechen also ganz unzweideutig für eine auch in der Phylogenese unabhängige Entstehung der Radien der hypochordalen Caudalis.

II. Die Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen von Acipenser ruthenus.

Die früheste Anlage des Skelettes erscheint in der Rücken- und Afterflosse in Form einer nicht besonders starken Mesenchymverdichtung. Diese skeletogene Mesenchymplatte ist in der Dorsalis bei *Acipenser* von 10—11 mm Länge schon ziemlich dicht, aber nicht deutlich begrenzt; in der Analis ist auf diesen Stadien noch kaum etwas zu sehen. Bei einer 12 mm langen Larve kommt auch in der Analis eine sehr kleine und schmale, aber deutlich begrenzte skeletogene Platte zum Vorschein. Bei einem andern, ebenfalls 12 mm langen Sterlet sehe ich in der Rückenflosse schon die ersten Radienanlagen, als Mesenchymstäbchen innerhalb der skeletogenen Platte; in der Afterflosse ist die Mesenchymplatte deutlich begrenzt und ziemlich dicht, läßt aber immer noch keine Spuren einer weiteren Differenzierung erkennen. Bei einem 14,5 mm langen *Acipenser* sind die Radienanlagen in der Dorsalis als Stäbchen aus sehr dichtem Mesenchym deutlich zu sehen; diese Anlagen sind in der Mitte durch ein ziemlich lockeres Gewebe voneinander getrennt, distal und proximal sind die Enden derselben durch ein etwas dichteres Mesenchym miteinander verbunden. In der Afterflosse beginnt erst jetzt die Konzentrierung des skeletogenen Mesenchyms zu Radienanlagen.

Wie es aus dieser Beschreibung deutlich zu ersehen ist, geht die Anlage und früheste Entwicklung des Skelettes bei *Acipenser* beinahe genau ebenso wie bei den Selachiern vor sich. Es wird das Mesenchym innerhalb der Flossenfalte zu ebenso einer skeletogenen Platte konzentriert; diese Mesenchymverdichtung ist vom Mesoderm des Achsenskelettes durch eine Strecke lockeren Mesenchyms getrennt. Innerhalb der skeletogenen Platte treten die Radienanlagen als örtliche Mesenchymverdichtungen hervor; zwischen den Anlagen wird das Mesenchym lockerer, folglich wird es mit der Radienbildung aufgebraucht; diese Prozesse beginnen ungefähr in der Mitte der Mesenchymplatte — die distalen und die proximalen Teile der Platte bleiben als Mesenchymstreifen erhalten, in welchen die Enden der Anlagen eingebettet erscheinen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß das Mesenchym der skeletogenen Platte, und folglich auch später des distalen und proximalen Mesenchymstreifens, viel lockerer, als bei den Selachiern erscheint.

Das mesenchymatöse Stadium der Skeletanlagen ist bei *Acipenser* ziemlich dauerhaft — Verknorpelung beginnt erst bei Larven von 15—16 mm Körperlänge. Gleichzeitig mit der Verknorpelung wird auch eine Teilung der Radienanlagen in je zwei Abschnitte sichtbar; ein distaler Abschnitt besteht aus jungem Knorpelgewebe und entspricht dem definitiven mittleren Gliede eines Strahles und ein proximaler Abschnitt verbleibt noch eine kurze Zeitlang auf dem mesenchymatösen Stadium und stellt die Anlage des proximalen Gliedes vor. Auf der Fig. 7 ist so ein Stadium abgebildet, sie bezieht sich auf eine Analis eines *Acipenser* von 17 mm Körperlänge; das mediale Glied (*m*) eines mittleren Strahles ist knorpelig, das proximale (*pr*) erscheint als Mesenchymverdichtung, dessen Konzentration wahrscheinlich noch nicht beendet ist — es liegt im etwas dichteren Mesenchym des proximalen Streifens eingebettet; ein schmaler distaler Mesenchymstreifen verbindet die entgegengesetzten Enden der Anlagen (*d. St.*). Die Anlagen sind ungefähr gleich groß; am höchsten entwickelt sind die Radien in einer hinteren mittleren Region der Flosse; dieses betrifft besonders die histologische Differenzierung — das mediale Glied des letzten Strahles ist vorknorpelig, vorne aber sind einige Strahlen noch nicht einmal angelegt, ein Strahl ist als Mesenchymverdichtung wahrnehmbar, und in etwa zwei Radien sind die medialen Glieder vorknorpelig. Es ist dieses also gerade die der typischen entgegengesetzte Differenzierungsrichtung — in allen bekannten Fällen schreitet die histologische wie auch morphologische Differenzierung in einer Richtung fort, die als Kombination einer craniocaudalen Richtung mit einer Reihenfolge von der Mitte zu den Rändern bezeichnet werden kann; in der Analis von *Acipenser ruthenus* wird die Reihenfolge der Differenzierung der Knorpelradien durch Kombination einer caudocranialen Richtung und einer Reihenfolge von der Mitte zu den Rändern erzielt. Es steht dieses im vollen Einklange mit der Beobachtung von W. Salensky (99), daß auch die Muskelknospen in dieser Flosse in der Richtung von hinten nach vorne ausgebildet werden.

In der Rückenflosse wird das Skelet früher ausgebildet — auf der Fig. 6 ist eine graphische Rekonstruktion des Skelettes der Dorsalis desselben *Acipenser* von 17 mm Körperlänge abgebildet; die Strahlen erscheinen viel höher entwickelt als in der Analis; beide proximalen Glieder bestehen aus Knorpelgewebe, und nur die ersten Glieder der zwei letzten Radien sind prochondral. Die Radienentwicklung schreitet wie gewöhnlich, von einem mittleren Punkte im vorderen Teile der Flosse zu den Rändern hin. Distal sitzen den Radien Mesenchymverdichtungen an,

welche die Anlagen der distalen Glieder einschließen (*dist.*); auf den nächsten Stadien, 18 und 19 mm lang, sind diese Mesenchymverdichtungen auch in der Analis deutlich zu sehen, es findet auf Kosten dieser Verdichtungen wahrscheinlich erst noch ein weiteres Wachstum des medialen Gliedes statt. Auf diesen Stadien, 18 und 19 mm Körperlänge, erscheinen die hinteren Radien der Analis schon zweigliedrig; die proximalen Glieder bestehen aber aus jüngerem Knorpel, als die medialen und in den vorderen Strahlen sind sie noch mesenchymatös; die hinteren Strahlen dieser Flosse sind auch auf diesen Stadien höher entwickelt, als die vorderen. Sogar bei einem 23 mm langen *Acipenser* sind die vorderen Radien der Analis noch prochondral. Bei *Acipenser* von 25 mm Körperlänge und auf den folgenden Stadien werden die hinteren Radien der Analis ganz beträchtlich größer als die vorderen, und nur auf ganz späten Stadien, beim Sterlet von etwa 60 mm Körperlänge, wird diese Größendifferenz ausgeglichen. Was diese sonderbaren Wachstumsvorgänge zu bedeuten haben, kann ich gar nicht entscheiden — die progressive Entwicklung der hinteren Hälfte der Analis entspricht einer bleibenden Differenz beim erwachsenen Tiere nicht und widerspricht allem, was wir von der Ontogenese solcher Organe überhaupt kennen; mit dem Namen »Cenogenese« können wir diese Acceleration natürlich bezeichnen, damit wird aber nichts erklärt.

Das distale Radienglied wird an Stelle und teilweise auf Kosten der distalen Mesenchymverdichtung (soweit sie nicht mit dem Wachstum des medialen Gliedes aufgebraucht ist) (Fig. 6 *dist.*) angelegt; bei einer Larve von 23 mm ist es als flaches prochondrales Hütchen, welches den Enden der Radien aufsitzt, in der Dorsalis deutlich angelegt; beim *Acipenser* von 25 mm Körperlänge sind die distalen Glieder auch in der Analis prochondral vorgebildet. Bei einem jungen Sterlet von etwa 40 mm Körperlänge sind die distalen Glieder in der Dorsalis schon knorpelig; sie haben eine Hütchen- oder Kuchenform mit etwas konkaver Unterseite; nur die zwei ersten Radien besitzen gar keine Endglieder, und auf den vier letzten Radien sind die Hütchen noch prochondral. Ebenso sehe ich in der Dorsalis eines *Acipenser ruthenus* von etwa 60 mm Länge auf den ersten drei Strahlen keine Endglieder, auf allen folgenden sind es deutliche kuchenförmige Knorpelstücke. In der Analis desselben Exemplares besitzen die ersten drei Radien keine deutlichen distalen Anlagen, auf den folgenden vier Strahlen sitzen deutliche prochondrale Hütchen, und mit dem achten Strahle beginnend, besitzt ein jeder Radius ein deutliches knorpeliges Endglied, welche caudalwärts immer größer werden. Letzteres zeigt, daß auch

die distalen Glieder der hinteren Radien in der Analis sich progressiv im Vergleiche mit den vorderen entwickeln.

Wir haben gesehen, daß das mittlere Glied etwas früher als das proximale knorpelig angelegt wird; auf den nächsten Stadien wächst es auch beträchtlich schneller als das proximale, und es wird die beträchtliche Größendifferenz zwischen den beiden wichtigsten Radiengliedern ausgebildet, wie wir sie z. B. auf der Fig. 6 sehen können. Auf den nächsten Stadien, 18 und 19 mm Körperlänge, ist diese Differenz sehr groß. Auch in der Analis von *Acipenser*, 23 mm lang, ist das mediale Radienglied beträchtlich größer als das proximale. Auf späteren Stadien wird der Größenunterschied zwischen diesen beiden Gliedern allmählich ausgeglichen. In der Dorsalis eines *Acipenser*, 25 mm lang, ist das mediale Glied noch ungefähr zweimal so lang wie das proximale; bei einem *Acipenser* von etwa 60 mm Körperlänge ist das mediale Glied ungefähr eineinhalbmal länger als das proximale, aber in den zwei ersten Radien sind jetzt beide ungefähr gleich lang. In der Analis ist die Differenz überhaupt nicht so groß wie in der Dorsalis und wird auch schneller ausgeglichen; bei einem *Acipenser* von 25 mm Körperlänge ist das mediale Glied der meisten Radien noch etwas größer, als das proximale, in den vorderen Strahlen sind aber beide Glieder schon beinahe gleich groß; in der Afterflosse eines Sterlet von etwa 60 mm Länge sind die medialen Glieder der meisten Radien noch etwas länger als die proximalen, in den vorderen Strahlen aber, wie auch in den allerletzten, ist das proximale Glied schon länger als das mediale. Beim erwachsenen Sterlet wird das proximale Glied in allen Radien merkbar länger als das mediale. Die embryonalen Zustände weisen hier offenbar auf Verhältnisse bei weiten Vorfahren der Chondrostei hin — die relativ beträchtliche Länge des medialen Gliedes auf früheren Entwicklungsstadien stellt eine Rekapitulation eines primitiven Zustandes vor, welches auch jetzt noch bei vielen Selachiern erhalten ist. Das progressive Wachstum des proximalen Gliedes und Reduktion des distalen ist ein Vorgang, welcher unter andern die phylogenetische Entwicklung in der Reihe der Teleostomi charakterisiert.

Die Entwicklung des Skelettes der Rücken- und Afterflosse von *Acipenser* ist, wie wir gesehen haben, den entsprechenden Vorgängen bei den Selachiern außerordentlich ähnlich: eine mehr oder weniger deutlich begrenzte Mesenchymverdichtung innerhalb der Flossenfalte stellt die gemeinsame Anlage des Skelettes einer Flosse vor; durch örtliche Mesenchymkonzentrierung entstehen säulenartige Radienanlagen in der Mitte des skeletogenen Blastems; die Verknorpelung

beginnt, wie auch bei den Selachiern, mit dem mittleren Gliede, setzt sich auf das proximale Glied fort und wird mit dem distalen Gliede beendet; ein jedes Radienglied verknorpelt immer aus einem eignen Zentrum; auf früheren Stadien ist das mittlere Glied das größte, und das distale bleibt immer am kleinsten.

Es sind einige unwesentliche Unterschiede vorhanden: die skeletogene Mesenchymplatte und später der proximale und der distale Mesenchymstreifen bestehen aus einem viel lockereren Gewebe als bei den untersuchten Selachiern.

Andere Unterschiede sind als Resultate progressiver Umbildungsvorgänge zu betrachten: zur Zeit der Verknorpelung der medialen Radienglieder sind die proximalen Glieder schon in Form von Mesenchymverdichtungen vorgebildet (bei den Selachiern werden sie etwas später konzentriert); auf späteren Stadien unterliegt das proximale Radienglied einem progressiven Wachstume im Vergleiche mit dem medialen. Beides ist als durch phylogenetische Progressierung hervorgerufene Verfrühung der Anlage und accellerierte Entfaltung im Sinne E. Mehnerts zu deuten.

In der epichordalen Abteilung der Schwanzflosse beginnt das skeletogene Mesenchym bei 11—12 mm langen *Acipenser*-Larven sich unmittelbar über dem Neuralrohre zu verdichten. Bei einem weiter entwickelten, ebenfalls 12 mm langen *Acipenser* liegt epichordal im Bereiche der Schwanzflosse ein schmaler Streifen von dichtem Mesenchym dorsal dem Neuralrohre an. Auch auf einem 14,5 mm langen Stadium ist noch keine weitere Differenzierung nachweisbar. Auf der Fig. 8 ist eine Rekonstruktion des vorderen Teiles des Schwanzflossenskelettes eines 17 mm langen *Acipenser* abgebildet. Epichordal ist in einiger Entfernung vom Neuralrohre eine Reihe unregelmäßiger Mesenchymverdichtungen zu sehen, welche Anlagen der Radien vorstellen; etwas weiter, näher zur Mitte der Flosse (aber doch im vorderen Teile derselben), sind auf diesem Stadium auch schon einige kugelförmige vorknorpelige Radienanlagen vorhanden. Bei einem 19 mm langen Exemplare ist eine ganze Reihe solcher kleiner kugelförmiger prochondraler Centren ausgebildet; in einer vorderen, mittleren Region bestehen einige Radienanlagen auch schon aus jungem Knorpelgewebe und bekommen schon die Form kurzer Stäbchen. Während weiterer Entwicklung, bei Larven von 23 und 25 mm, bekommen alle Anlagen allmählich diese Stäbchenform und damit ist die Ausbildung der Radien eigentlich vollendet. Die Form und Größe der Anlagen, wie auch später der ausgebildeten Radien ist nicht kon-

stant; offenbar sind die Radien auch nicht immer gleichwertig, Verschmelzungen und Reduktionen finden öfters statt; alles dieses, wie auch die späte Anlage dieses Skelettes, weisen auf den reduzierten Zustand des Skelettes der epichordalen Caudalis der Chondrostei hin.

Die Elemente des Skelettes der hypochordalen Caudalis werden sehr früh angelegt; vorknorpelige Hypuralia entstehen als separate unpaarige Elemente ventral unmittelbar an der Chorda auf einem Stadium, auf welchem in den übrigen unpaaren Flossen noch nichts zu sehen ist; paarige untere und obere Bögen des Achsenskelettes sind ebenfalls in dieser Gegend noch nicht angelegt. Bei 11 mm langen *Acipenser*-Larven kommen Anlagen der unteren Bögen zum Vorscheine; sie haben das Aussehen kleiner paariger Knorpelstückchen, welche an der Chorda zur Seite von den Caudalgefäßen sitzen; die Reihe der unteren Bögen zieht nach hinten genau bis zur Stelle, wo die Reihe der unpaarigen Hypuralia beginnt, und nur in einem Segmente kann man neben dem ersten Hypurale auch zwei kleine Bogenanlagen sehen. Bei *Acipenser ruthenus* von 12 mm Körperlänge bestehen die Anlagen aus jungem Knorpelgewebe. Auf etwas späteren Stadien, 14 und 14,5 mm lang, sind die knorpeligen Hypuralia merkbar größer gewachsen; zwischen diesen Anlagen, und besonders zwischen den Enden derselben, befindet sich ein dichteres Mesenchym, dessen Zellen eine sehr charakteristische Anordnung besitzen — sie erscheinen quer aufgespannt, was auf ein appositionelles Wachstum der Anlagen hinweisen muß; zu den ersten Hypuralia scheinen Mesenchymzellen von allen Seiten heranzuziehen. Auf der Fig. 8 ist das hypochordale Skelet eines 17 mm langen *Acipenser* zu sehen; neben dem ersten Hypurale (*Hyp*) ist auch bei diesem Exemplare ein kleines separates knorpeliges Bogenstück zu sehen (*U.B.'*); in zwei davorliegenden Segmenten sind die Enden der unteren Bögen vermittels einer unpaarigen Fortsatzanlage paarweise vereinigt. Diese unteren Fortsätze werden offenbar durch Konzentrierung des skeletogenen Mesenchyms und nicht durch Auswachsen aus den Bögen angelegt; es ist eine gewisse Selbständigkeit in der Anlage derselben deutlich zu sehen, wenn sie auch in unmittelbarem Anschlusse an die Enden der Bogenstücke stattfindet. In den weiter vorne folgenden drei Segmenten ist die Konzentrierung des Mesenchyms im Anschlusse an die unteren Enden der Bögen auf verschiedenen Stadien getroffen; die Zellen werden von allen Seiten zu diesen Konzentrierungszentren herangezogen. Die Anlagen erscheinen aus quer ausgezogenen spindelförmigen Zellen hergestellt und behalten diese Beschaffenheit bis zur Verknorpelung; die letztere geschieht

plötzlich und mit einem Gusse. Die Entwicklung der unteren Fortsätze schreitet auf späteren Stadien sehr allmählich nach vorn hin und immer ist die Beteiligung des umgebenden Mesenchyms an der Herstellung der Anlage deutlich nachweisbar. Auch das weitere Wachstum der unteren Fortsätze findet in großem Maße auf Kosten dieses skeletogenen Mesenchyms statt, wie es die Anordnung der Zellen beweist.

Diese Beobachtungen stellen das Vorhandensein eines skeletogenen Mesenchyms außer Zweifel. Was aber die Frage über die Bedeutung dieses Mesenchyms betrifft, so reichen dieselben leider nicht aus — ich kann über die Herkunft dieses Mesenchyms nichts sagen; vom axialen Mesoderm ist es bei *Acipenser* auf den Stadien, welche ich untersucht habe, nicht begrenzt. Das skeletogene Mesenchym ist weit ausgebreitet — es füllt die ganze Flossenfalte und reicht proximal bis an die Achse. Es scheint mir aber doch wichtig zu sein, daß in dem Modus der Herstellung der Anlage unverkennbare Zeichen einer gewissen Selbständigkeit nachweisbar sind — die unteren Fortsätze entstehen nicht als Auswüchse aus zusammengetroffenen Bögen des Achsenskelettes. Daß in dem skeletogenen Mesenchym Elemente, die genetisch dem Achsenskelette zugehören, eingeschlossen sind, ist unzweifelhaft, aber es scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß auch Elemente des vom Achsenskelette primär unabhängigen Flossenskelettes ebenfalls noch in diesem Mesenchym erhalten geblieben sind.

Bei einem *Acipenser ruthenus* von 23 mm Körperlänge ist die Bildung der unteren Fortsätze noch nicht beendet; auf den Enden der Hypuralia sitzen jetzt aber Hütchen von sehr dichtem Mesenchym. Auf der Fig. 9 ist ein etwas späteres Stadium abgebildet; die distalen Hütchen sind scharf begrenzt; sie sind auf dem letzten unteren Fortsatze (*sp.*) und auf den 12—15 ersten Hypuralia zu sehen. Bei einem 29 mm langen *Acipenser* bestehen die vorderen Hütchen aus Vorknorpelgewebe; auf dem ersten Hypurale (Fig. 10 *Hyp.*) ist im Endkäppchen ein deutliches Knorpelcentrum vorhanden (*dist.*). Auf einem späteren Stadium, *Acipenser* von 40 mm Körperlänge, welches auf der Fig. 11 abgebildet ist, sitzen auf einer Reihe Hypuralia prochondrale Endkäppchen, auf den zwei letzten unteren Fortsätzen sind aber schon deutliche knorpelige Endglieder zu sehen (Fig. 11 *dist.*). Bei einem 60 mm langen Sterlet fand ich fünf solche distalen Knorpelstücke, drei auf den drei letzten unteren Fortsätzen und zwei auf den zwei ersten Hypuralia; auf den weiter hinten folgenden Hypuralknorpeln sind noch prochondrale Endkäppchen erhalten.

Diese Beschreibung zeigt, daß die distalen Knorpelstücke in der hypochordalen Caudalis von *Acipenser* als selbständige Knorpelcentra in besonderen Mesenchymverdichtungen angelegt werden, welche an den unteren Enden der unteren Fortsätze und einer ganzen Reihe Hypuralia gebildet werden; die Entwicklung dieser Elemente ist der Entwicklung der distalen Glieder der Knorpelradien in der Rücken- und Afterflosse auffallend ähnlich. Daß die Endkäppchen auf Kosten eines skeletogenen außerhalb der Achse liegenden Mesenchyms hergestellt werden, erscheint nach allem Gesagten selbstverständlich.

Es scheint mir, daß die Spuren der Selbständigkeit, welche man bei der Anlage der unteren Fortsätze nachweisen kann, auf die ehemalige Unabhängigkeit dieser Teile vom Achsenskelette hinweisen — Radien des Flossenskelettes sind an die unteren Bögen angewachsen und durch das Achsenskelet assimiliert worden.

Einige Unregelmäßigkeiten im Baue des hypochordalen Skelettes scheinen ebenfalls auf eine gewisse Selbständigkeit der unteren Fortsätze den Bögen gegenüber hinzudeuten. In einigen Fällen trifft man doppelte untere Fortsätze (Fig. 9, 11), was durch Anwachsen zweier Radien an ein Bogenpaar, oder durch unvollkommene Verwachsung eines Radius mit einem richtigen Dornfortsatze erklärt werden kann; in andern Fällen sieht man einen Fortsatz auf zwei Bogenpaaren, was durch Anwachsen eines Radius an zwei Bögen, oder durch Verwachsung benachbarter Fortsätze erklärt werden kann (Schmalhausen 12, Taf. XV, Fig. 12). Noch wichtiger scheinen mir solche Fälle zu sein, wo unpaarige Fortsätze ganz getrennt von den paarigen Bogenstücken hervortreten. In den unpaarigen Hypuralia haben wir ein Beispiel unzweifelbar sekundärer Loslösung von den Bogenstücken, welche reduziert worden sind. Ein interessanter Übergang der Region des Hämalkanals in die Region der Hypuralia ist auf der Fig. 8 und der Fig. 10 zu sehen; neben dem ersten Hypurale liegen unzweifelhafte Rudimente des entsprechenden Bogenpaares (sog. Intercalaria sind auf diesen Stadien noch nicht vorhanden; nur auf einem viel späteren Stadium, bei einem *Acipenser* von 40 mm Körperlänge tritt die Reihe der Intercalaria nach hinten bis in diese Region heran [Fig. 11]). Das Hypurale ist aber doch unzweifelbar sekundär von den Bögen losgelöst und entspricht in keinem Falle den primären Radien — es kann nur als Verschmelzungsprodukt eines richtigen Dornfortsatzes mit einem Radienrudiment gedeutet werden; dieses ist ein analoger Prozeß der Loslösung der oberen Dornen im Schwanze

der Teleostier, wo wir ebenfalls im Übergangsgebiete neben einem schon abgetrennten Dornfortsatze noch separate Rudimente paariger Bogenstücke gesehen haben.

Ganz andre Bedeutung muß aber eine auf der Fig. 10 abgebildete Variation haben; ein separates Knorpelstück, derselben Form wie die nebenstehenden Fortsätze, liegt in einiger Entfernung von der Chorda unter dem Hämalkanal; hinter diesem Knorpelstück liegt ein normaler Fortsatz an dem entsprechenden Bogenpaare, dieser ist aber etwas dünner und kürzer als die übrigen. Das separate Knorpelstück könnte man in zweierlei Weise deuten: entweder als einen überzähligen Radius, oder als Radius des folgenden Segmentes, dessen Vereinigung mit dem Bogenpaare aus irgend einem anormalen Grunde unterblieben ist (als abgelöster Dornfortsatz kann er nicht gedeutet werden, weil in allen Segmenten Dornfortsätze vorhanden sind und keine entsprechenden Bögen ohne Dornfortsatz). Ich meine, daß die zweite Annahme viel besser die Tatsachen erklärt. Daß das separate Knorpelstück dem folgenden Segmente gehört, dafür sprechen: 1. die Tatsache, daß dieses Element etwas schwächer als der davorliegende Fortsatz und viel schwächer als das hinten folgende erste Hypurale ist; 2. daß der folgende Fortsatz viel dünner und kürzer erscheint, als er sein müßte, wenn er ein vollständiges Element eines Segmentes wäre, und schließlich 3. daß dem separaten Knorpelstücke ein prochondrales Endkäppchen, wie auch den typischen Fortsätzen und Hypuralia dieser Gegend, aufsitzt, dem folgenden Dornfortsatze solch eine Bildung aber fehlt. Aus diesen Gründen scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß das separate Knorpelstück einen zum folgenden Segmente gehörenden Radius vorstellt, dessen Verschmelzung mit dem entsprechenden Teile des Achsenskelettes unterblieben ist; dieser letztere besteht aus allen typischen Bestandteilen — das Bogenpaar ist vermittels eines richtigen, zum Achsenskelette auch genetisch gehörenden Dornfortsatzes vereinigt; der Dornfortsatz trägt keine Anlage eines Endgliedes — diese letzteren gehören zum Flossenskelette. Wenn man diese Erklärung annimmt, daß also, aus irgendwelchen uns unbekannten Gründen, die skeletogenen Elemente des Achsenskelettes und die Elemente des Flossenskelettes statt einer einheitlichen Anlage eines unteren Fortsatzes anormal zwei Anlagen entsprechend ihrer verschiedenen Genese — einen Dornfortsatz und einen Radius — herstellen können, so kann man von diesem Standpunkte aus auch einige andre Unregelmäßigkeiten erklären, welche bei *Acipenser* so oft vorkommen. Auf derselben Fig. 10 ist ein doppeltes Hypurale zu sehen, man könnte denken, daß auch hier

eine unvollkommene Teilung beider Bestandteile, des Dornfortsatzes und des Flossenradius, anormalerweise eingetreten ist; ebenfalls könnten auch beide Zweige des gabeligen vorletzten Fortsatzes des auf der Fig. 9 abgebildeten Exemplares, in dieser Weise erklärt werden. In andern Fällen können natürlich auch andre Erklärungen nötig werden (z. B. SCHMALHAUSEN 12, Taf. XV, Fig. 12).

Alles dieses, wie auch die Bildung der frühesten Anlage, scheint mir darauf hinzuweisen, daß das primäre Flossenskelet noch nicht spurlos verschwunden ist; Spuren der früheren Unabhängigkeit sind jetzt noch in der autonomen Konzentrierung des skeletogenen Mesenchyms bei Herstellung der Anlagen erhalten geblieben; das skeletogene Mesenchym muß folglich auch noch ein genetisch zum Flossenskelette gehörendes Material enthalten.

Im Falle die unteren Fortsätze in der hypochordalen Caudalis bei *Acipenser* Bildungen komplexer Natur vorstellen, so können die distalen Knorpelstücke nichts andres bedeuten, wie distale Glieder des in diese eingeschlossenen Flossenskelettes. Große Ähnlichkeit mit der Entwicklung der distalen Glieder in den übrigen Flossen und die Tatsache, daß die Endkäppchen auch auf den folgenden Strahlen angelegt werden, spricht zugunsten dieser Annahme.

Wenn unsre Deutung der auf der Fig. 10 abgebildeten Variation richtig ist, so können wir den Schluß ziehen, daß die Dornfortsätze in dem vorderen Teile der hypochordalen Caudalis, im Vergleiche mit den Selachiern, stark weiterentwickelt sind und beinahe schon die Größe der Flossenradien erreicht haben. Wie man auf den Figg. 1—4 sehen kann, bildet ein Radius im vorderen Teile der Flosse bei *Pristiurus* beinahe den ganzen unteren Fortsatz; bei *Acipenser* ist ein richtiger Dornfortsatz, als Verschmelzungsprodukt paariger Bögen, schon zum bedeutenden Bestandteile des komplexen Fortsatzes geworden.

Der Dornfortsatz unterliegt einer progressiven Entfaltung; der Radius des Flossenskelettes verliert seine Individualität, indem er an das Achsenskelet anwächst, wird reduziert und durch das Achsenskelet vollständig assimiliert.

Zum Schlusse können wir bemerken, daß das Skelet der Schwanzflosse von *Acipenser*, wie es die Ontogenese beweist, nicht nur in der epichordalen Abteilung, sondern auch hypochordal viel näher zum Skelette der Selachier steht, als zum Skelette der höheren Teleostomi, bei welchen Elemente des Achsenskelettes das Flossenskelet vollständig verdrängen.

Nachträgliche Anmerkung über die Flossen der Dipnoer.

In den meisten Fällen ist vom Skelette der unpaaren Flossen fossiler Dipnoer nichts erhalten geblieben, es ist aber das Skelet der Analis einer sehr primitiven Form mit noch getrennten Flossen und heterocerkem Schwanze, *Scaumenacia* aus dem Oberdevon von Canada, bekannt. Dieses Skelet hat mit dem Flossenskelette der rezenten Dipnoi nichts zu tun: es ist ein vom Achsenskelette unabhängiges Skelet wie bei allen andern Fischen und besteht aus einem Basale, welchem distal einige Radien ansitzen. Ganz besonders möchte ich die Ähnlichkeit dieses Skelettes mit dem bei fossilen Crossopterygiern hervorheben; ganz auffallend erscheint die Ähnlichkeit mit dem Skelette der Analis von *Eusthenopteron* (S. WOODWARD 98, Fig. 20). Diese Tatsache kann die Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen den ältesten Vertretern beider Gruppen bekräftigen.

Das Skelet der Analis von *Scaumenacia* ist ein beträchtlich spezialisiertes Flossenskelet — die Radien werden proximal durch ein einziges Basale gestützt; ebenso hoch war auch das Skelet der unpaaren Flossen aller fossilen Crossopterygier spezialisiert; wir können daraus schließen, daß auch bei den ältesten Dipnoern die hohe Spezialisierung des Flossenskelettes eine allgemeine Erscheinung war und nicht nur eine für *Scaumenacia* spezifische Besonderheit vorstellte.

In der hohen Spezialisierung dieses Skelettes liegt wahrscheinlich auch die Ursache der Ersetzung derselben durch die Schwanzflosse. Ein Leben in dicht durchwachsenen Gewässern konnte eine Ersetzung der Ortsbewegung vermittels scharfer Schwanzschläge durch eine solche vermittels undulatorischer Bewegungen des ganzen Körpers fördern. Zu diesem Zwecke mußten die einzelnen Flossen durch einen kontinuierlichen Flossensaum ersetzt werden. Dieses könnte in zwei Wegen erzielt werden — durch eine Ausbreitung der Rücken- und Afterflossen und Ersetzung der zurücktretenden Schwanzflosse (Ausbildung einer Gephyrocerkie), oder umgekehrt durch eine Ausbreitung der Schwanzflosse. Es ist dieses letztere geschehen, und wir können das leicht begreifen, wenn wir nur die Schwierigkeiten bedenken, welche einer Ausbreitung einer so spezialisierten Flosse, deren Skelet durch ein einziges Basale gestützt wird, entgegenstehen. Zur Ausführung undulatorischer Bewegungen muß solch eine Flosse unbedingt segmentiert sein und möglichst im Einklange mit der Körpermetamerie. Die Schwanzflosse dieser Gruppen besaß aber schon einen metameren Bau (sekundäre

Heterocerkie[1] — das Skelet besteht aus Dornfortsätzen) und konnte diese abgeänderte Funktion mit Erfolg übernehmen.

Moskau, im Juni 1913.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus*, etwa 30 mm lang. Skelet des vorderen Teiles der hypochordalen Caudalis, nach Sagittalschnitten graphisch rekonstruiert. *c*, mesenchymatöse Radienanlage; *b*, prochondrale Anlage; *a*, Radienanlage im Beginne der Verknorpelung.

Fig. 2. *Pristiurus melanostomus*, 32 mm lang. Ebenso eine Rekonstruktion. *g—l*, knorpelige Radienanlagen; *f*, Radienanlage im Beginne der Verschmelzung mit den unteren Bögen (einseitiger Zusammenhang).

Fig. 3. *Pristiurus melanostomus*, 33 mm lang. Ebenso eine Rekonstruktion. *o, p*, doppelte Radienanlagen; *q—t*, knorpelige Radienanlagen.

Fig. 4. *Pristiurus melanostomus*, 37 mm lang. Dasselbe. *w*, Knorpelradius im Beginne der Anwachsung an den unteren Bogen; *x—z*, knorpelige Radienanlagen.

Fig. 5. *Pristiurus melanostomus*, erwachsenes Exemplar, natürliche Größe. Vorderer Teil des Schwanzskelettes. *ep.R*, epichordale Radien.

Fig. 6. *Acipenser ruthenus*, 17 mm lang. Das Skelet der Dorsalis nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *pr.* und *m*, proximales und mediales Radienglied; *dist.*, mesenchymatöse Anlage des distalen Radiengliedes. *N*, Neuralkanal.

Fig. 7. *Acipenser ruthenus*, 17 mm lang. Skelet der Analis rekonstruiert. *m*, knorpelige Anlage des medialen Gliedes; *pr*, mesenchymatöse Anlage des proximalen Gliedes; *H*, Hämalkanal.

Fig. 8. *Acipenser ruthenus*, 17 mm lang. Vorderer Teil des Skelettes der Caudalis nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *ep.R*, epichordale mesenchymatöse Radienanlagen; *hyp.R*, hypochordale knorpelige Radienanlage (untere Fortsatz); *Hyp*, erstes Hypurale; *U.B.*, untere Bogen; *N*, Neuralkanal; *Ch*, Chorda; *H*, Hämalkanal.

Fig. 9. *Acipenser ruthenus*, 25 mm lang. Vorderer Teil des hypochordalen Schwanzskelettes; *Hyp*, erstes Hypurale.

Fig. 10. *Acipenser ruthenus*, 29 mm lang. Ebenso eine Rekonstruktion. *U.B.*, Rudiment des letzten unteren Bogens; *Hyp*, erstes Hypurale; *dist.*, distales Radienglied; *D*, richtiger Dornfortsatz (?); *R*, ein vollkommen selbständig ausgebildeter Radius (?) (als Variation).

Fig. 11. *Acipenser ruthenus*, 40 mm lang. Vorderer Teil des hypochordalen Schwanzskelettes. *dist.*, distale Radienglieder; *Hyp*, erstes Hypurale; *I.*, Intercalare.

[1] Statt der allgemein angenommenen Bezeichnung »Heterocerkie« wäre es zutreffender für Fische die Bezeichnung »Epicerkie« zu gebrauchen. Dann wären auch meine Benennungen bequemer: »Protepicerkie« für die primäre Heterocerkie und »Metepicerkie« für die sekundäre.

Wichtigere Berichtigungen zum I. Teil dieser Arbeit, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

Seite 513, gedruckt — *Mustelus* 24 mm lang, statt 34 mm.
» 538. Ich habe bei demselben erwachsenen Exemplare von *Amia calva* auch den vierten Strahl gefunden.
» 550. P. Mayer hat auf späten Stadien Muskelknospen in der Analis gesehen, dessen Herkunft aber nicht verfolgt.
» 563, dritte Zeile von unten, gedruckt — Frontalschnitten statt Sagittalschnitten.
» 564, dritte Zeile von oben, gedruckt — tiefen, statt flachen.
» 586, weggelassen — Fig. 32. *Pristiurus*, 22 mm. Sagittalschnitt durch die Caudalis. *M.st* — myogener Mesenchymstreifen.
» 587, erste Zeile von oben, gedruckt — hinten, statt vordere Teil.

Berichtigungen zum II. Teil derselben Arbeit, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913.

Seite 49, 22. Zeile von oben, gedruckt — gleichwertig, statt functional gleichwertig.
» 74, 9. Zeile von oben, gedruckt — den Schwanz stark nach oben biegen müssen, statt — eine deutlich assymetrische Schwanzflosse besitzen müssen.

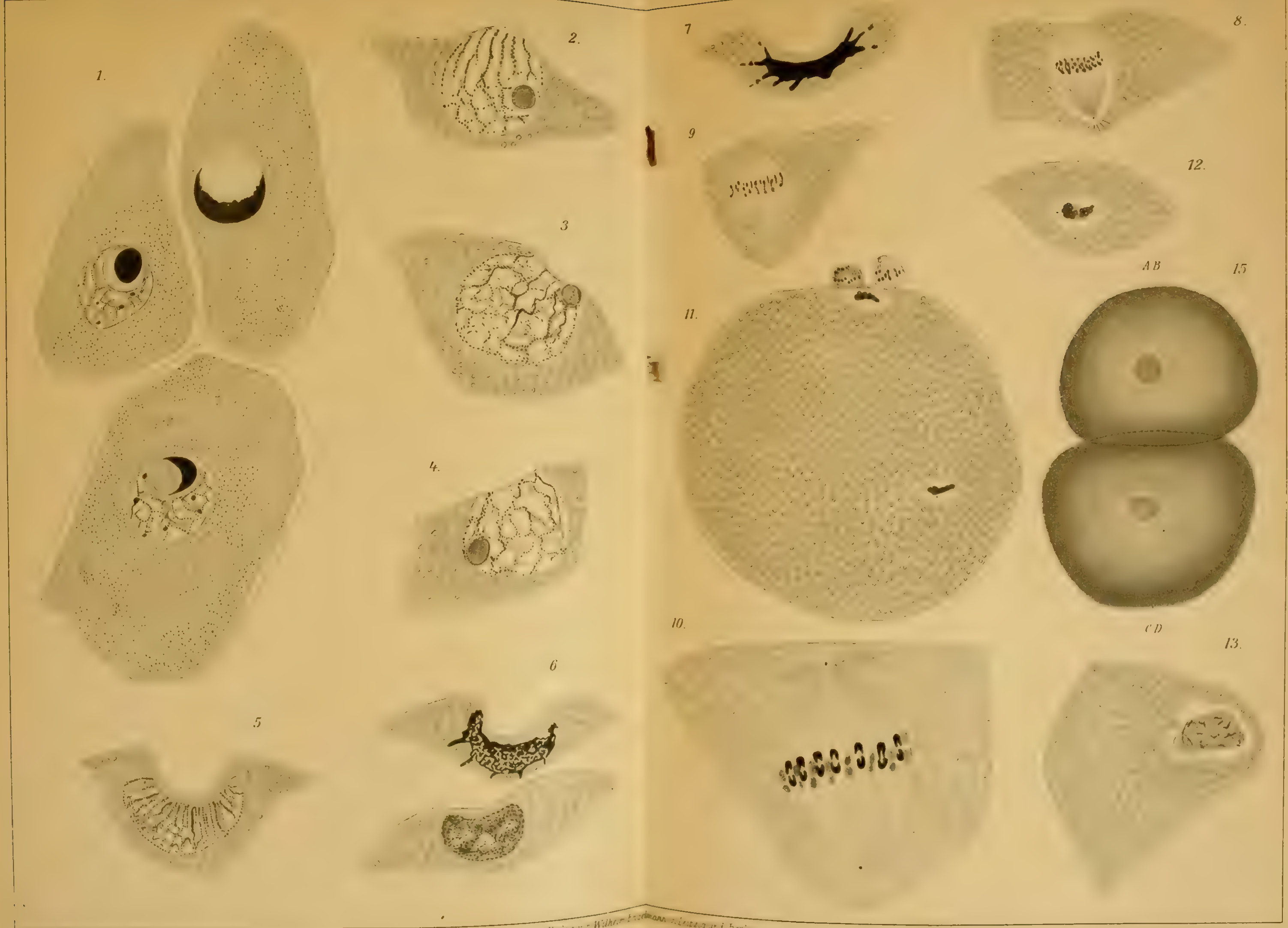
Auf Taf. II, Fig. 18, ist der Flossenträger des ersten Strahles der Schwanzflosse weggeblieben.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





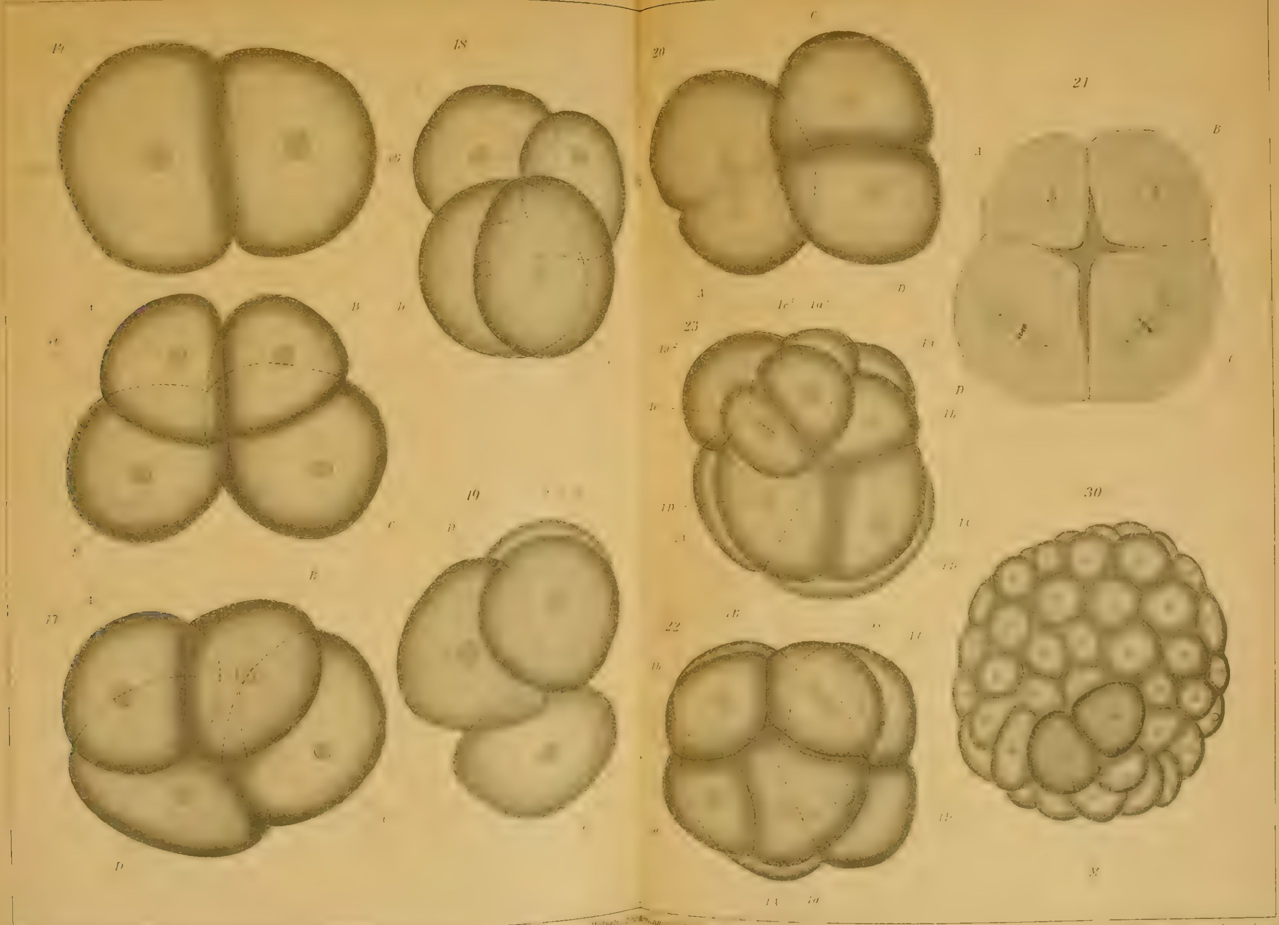


Nusbaum gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig u. Berlin. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



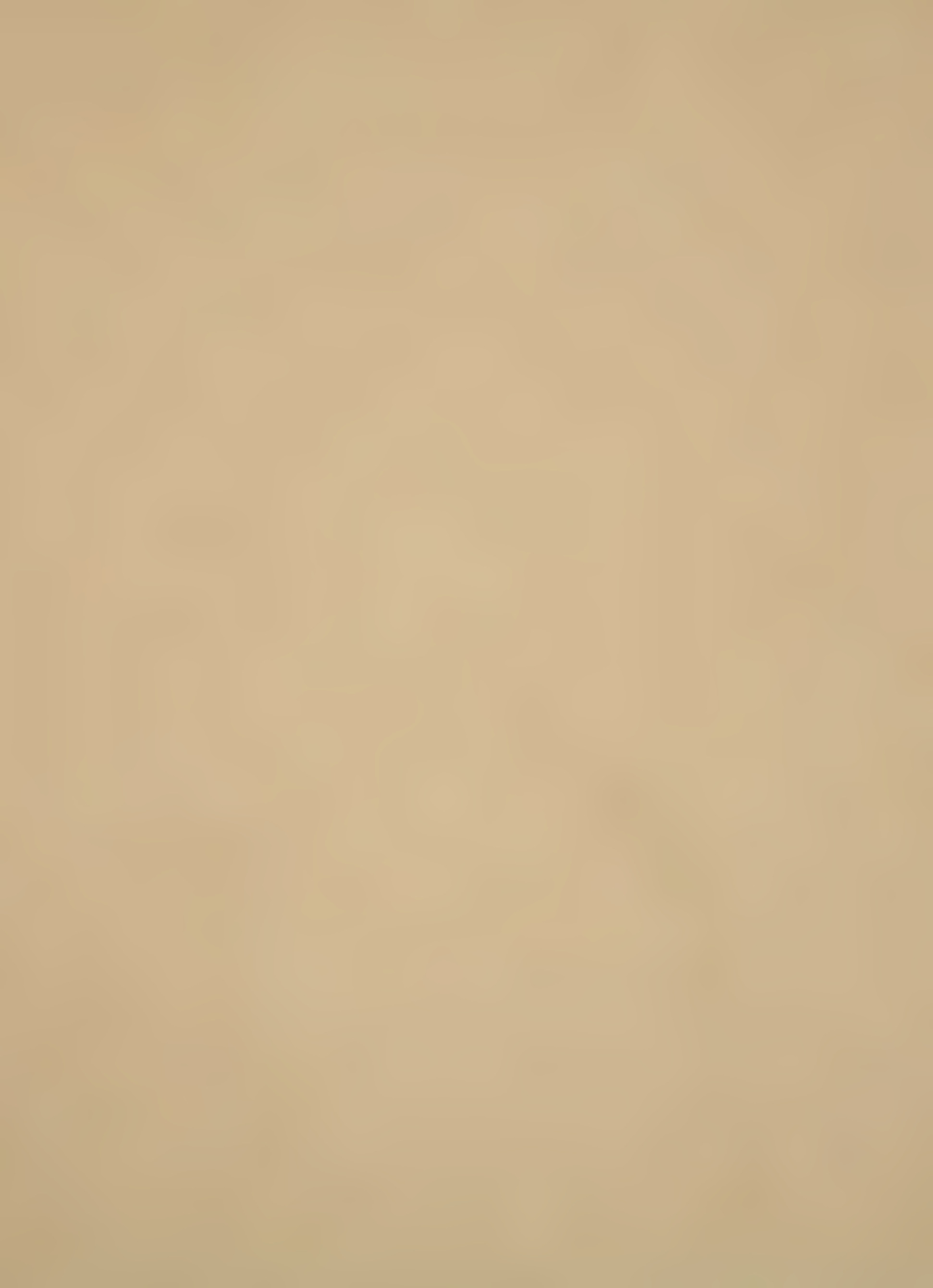


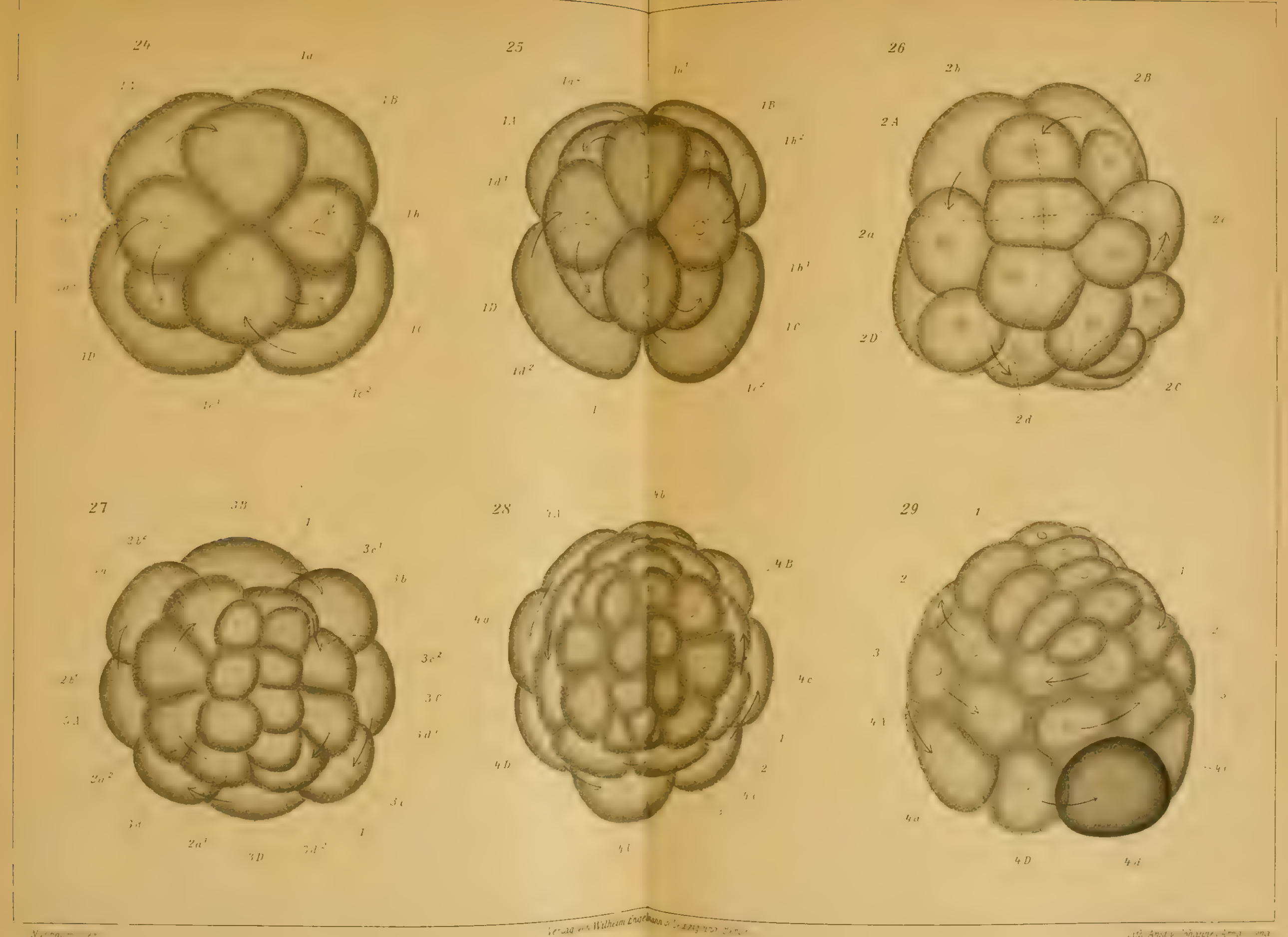



18
20
21
23
19
30
22
17





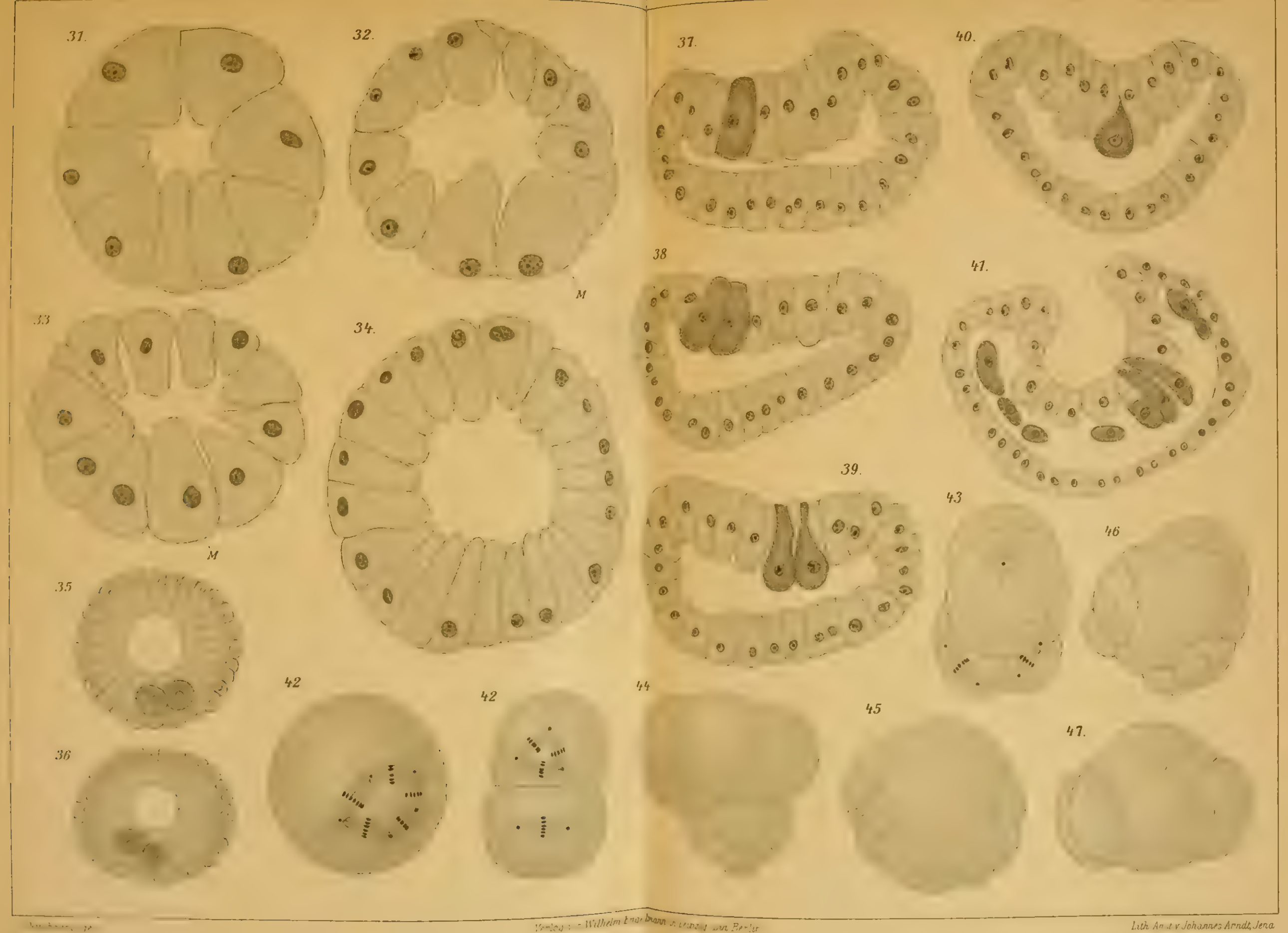



24
25
26
27
28
29





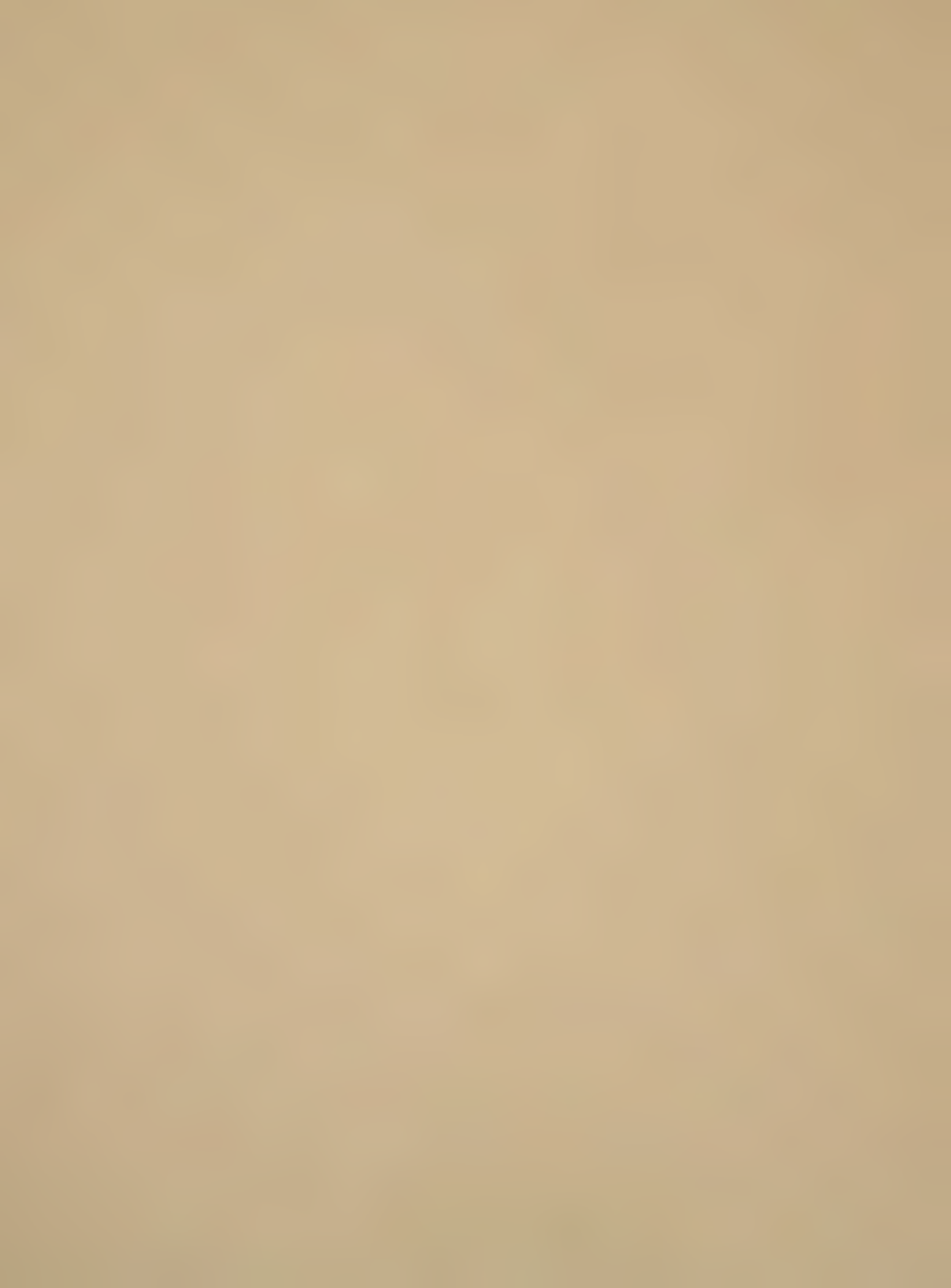


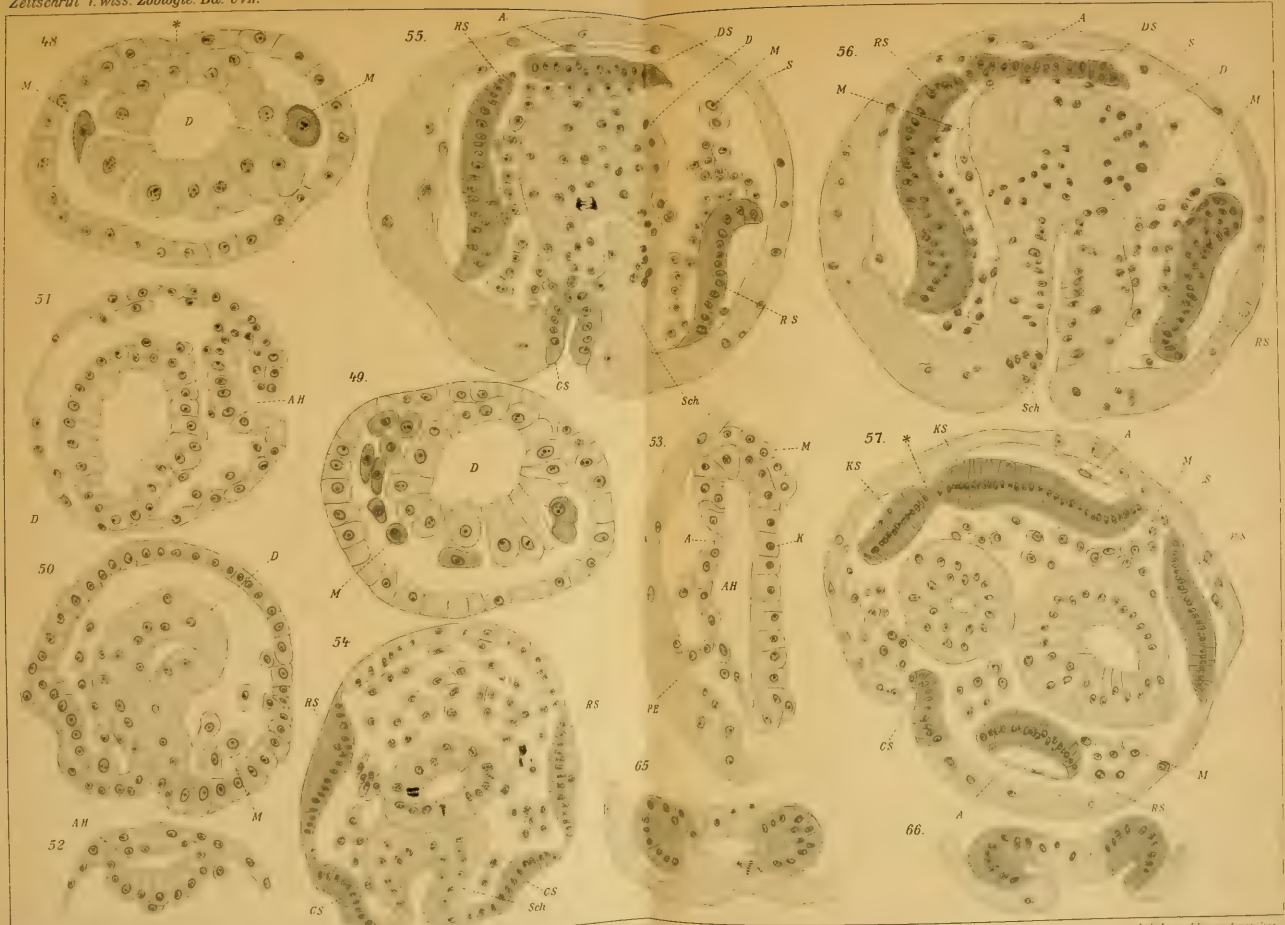


Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena









J. Nusbaum gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



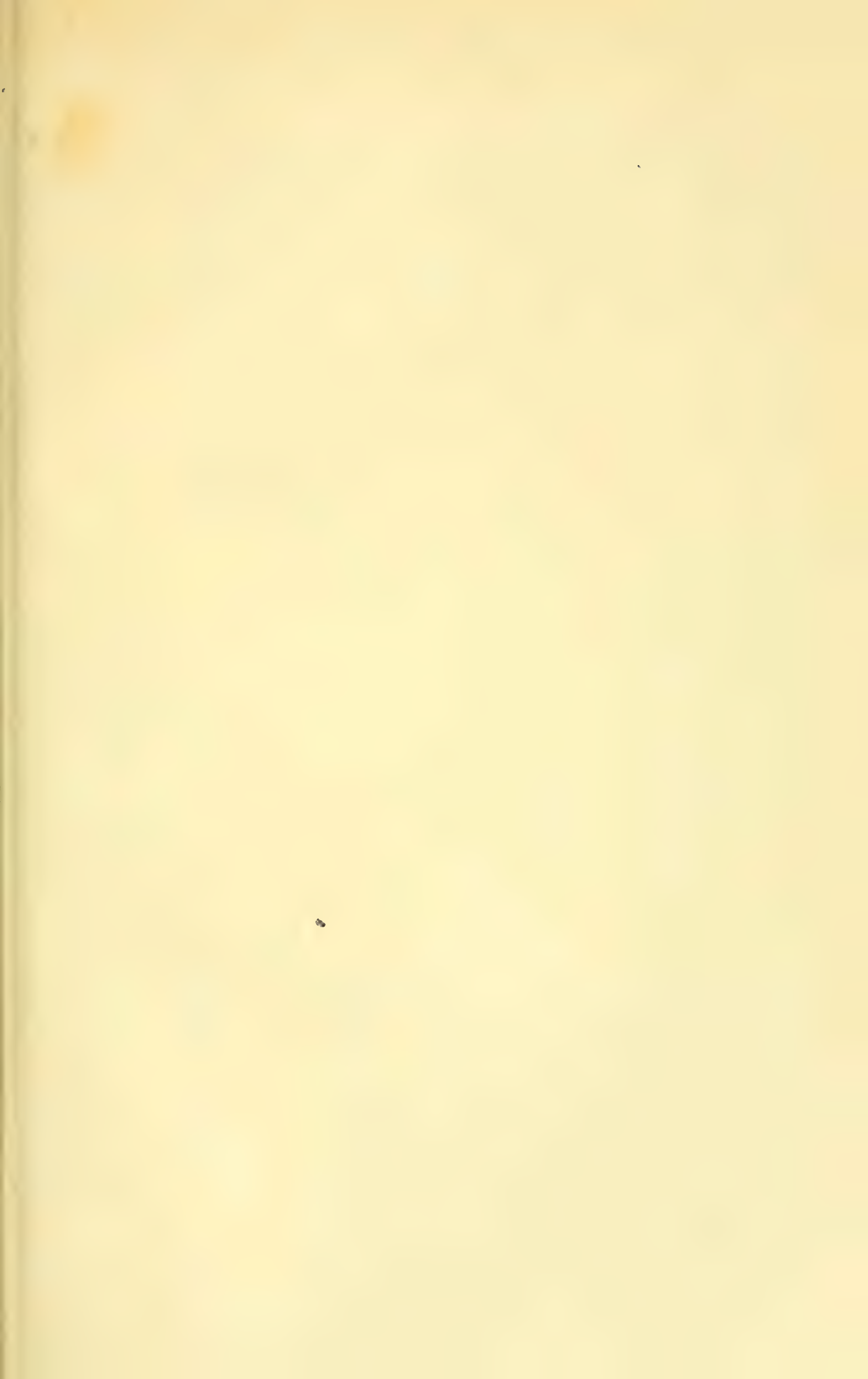






J. Nusbaum gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



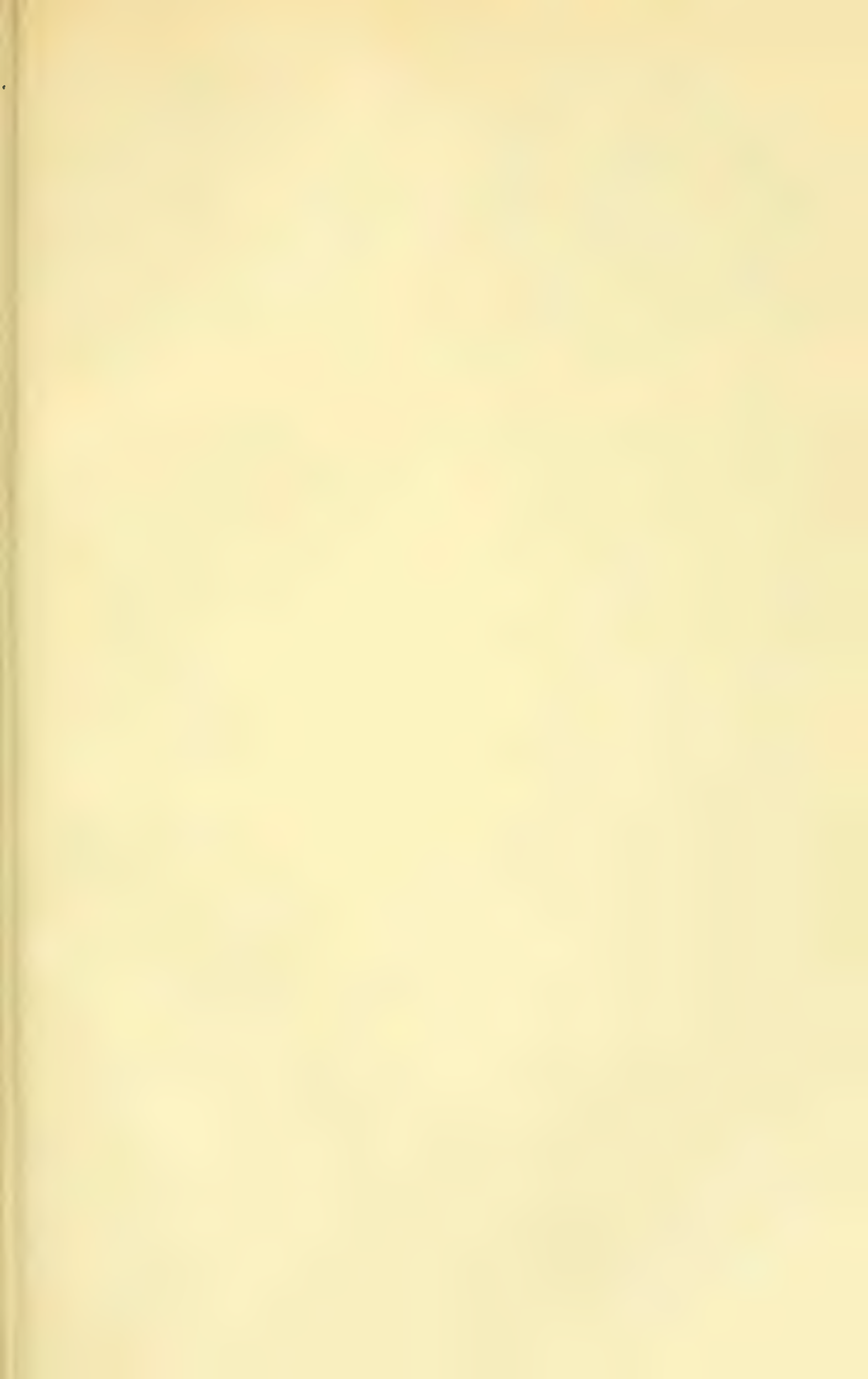


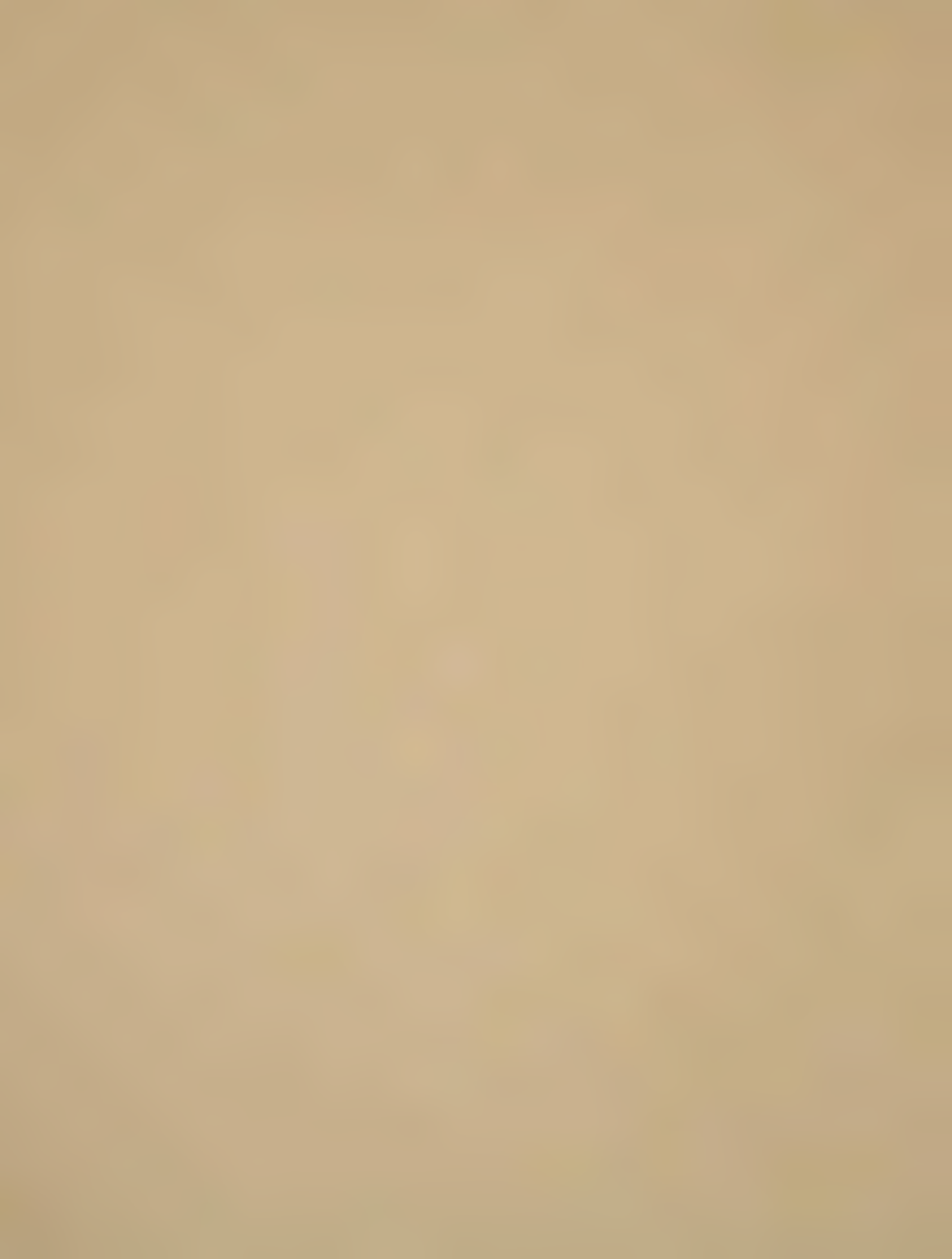




Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena







76. 78. 81 D D 90.

77 80. SS SS 82 86.

80. 88 80

89. 87.

79 83. N

J. Nusbaum u. M. Oxner (Photogr. Dr. Weigl.) Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena







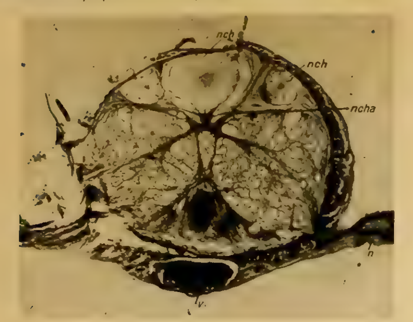
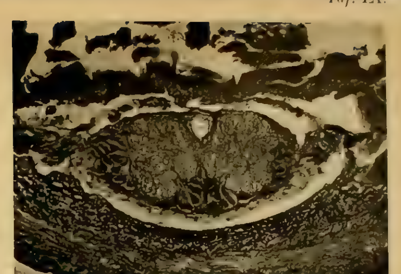


Fig. 1.



Fig. 2.


Fig. 3.

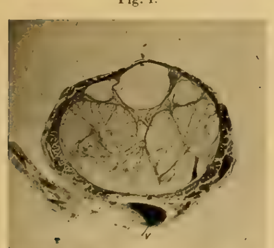


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

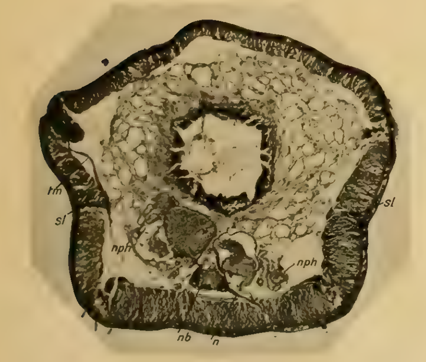


Fig. 7.

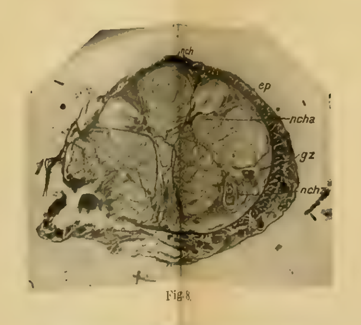
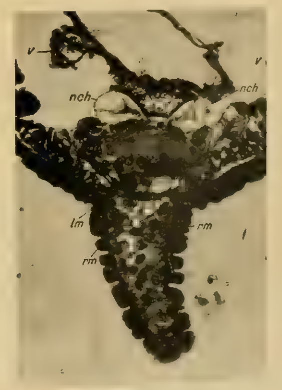


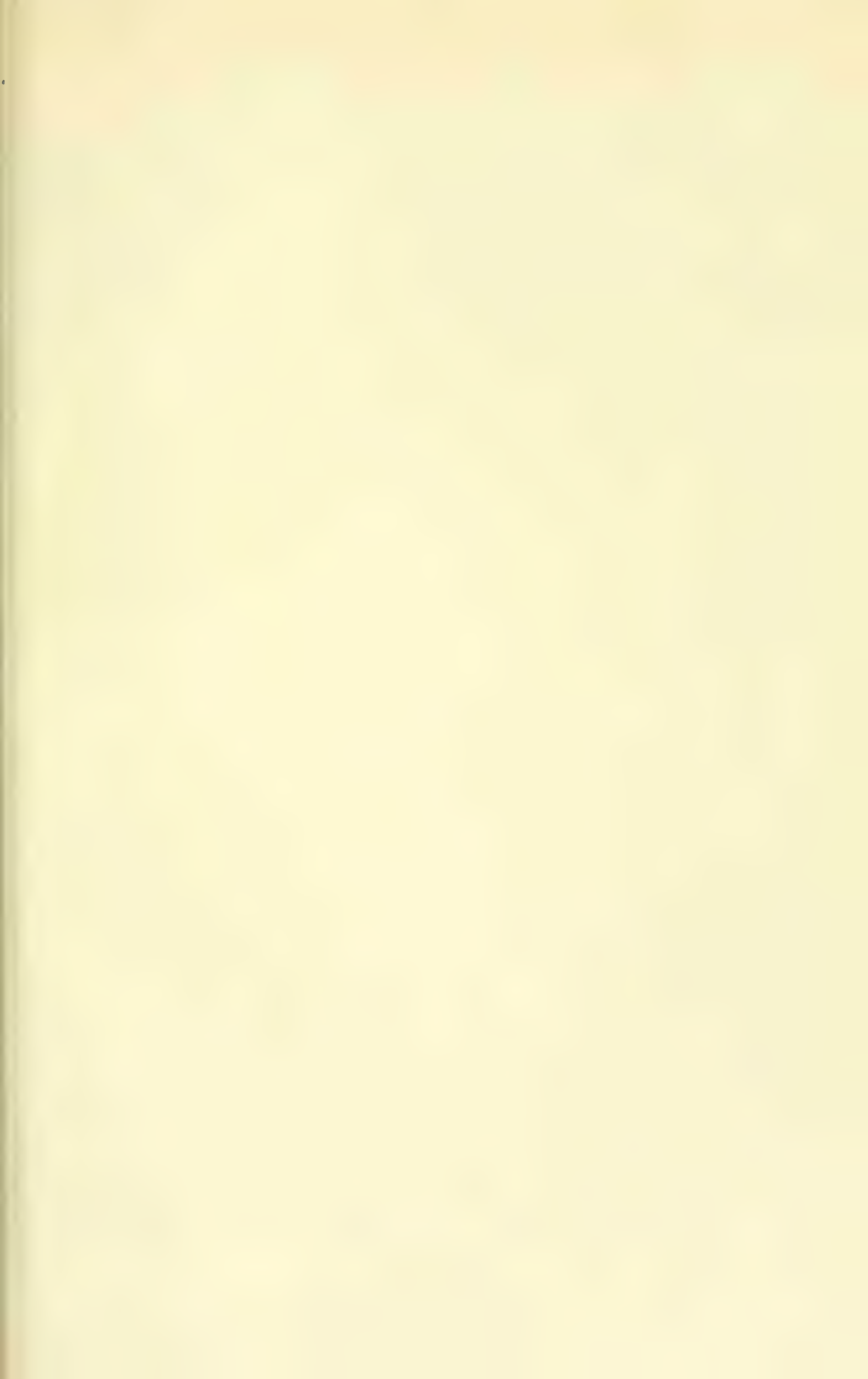
Fig. 8.



Keyl gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.







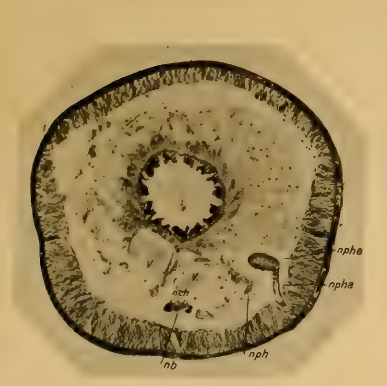


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.

Kesl gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.



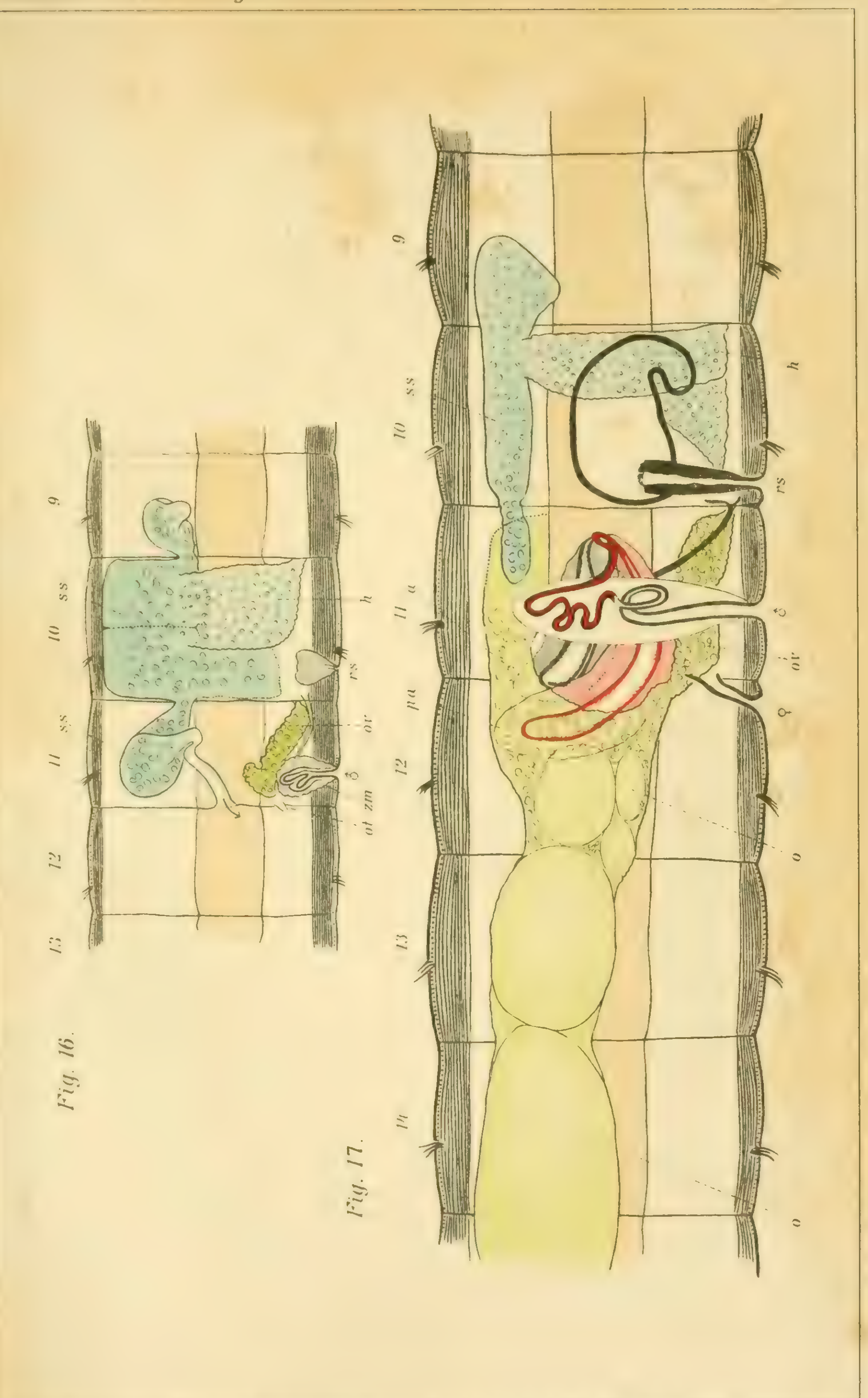
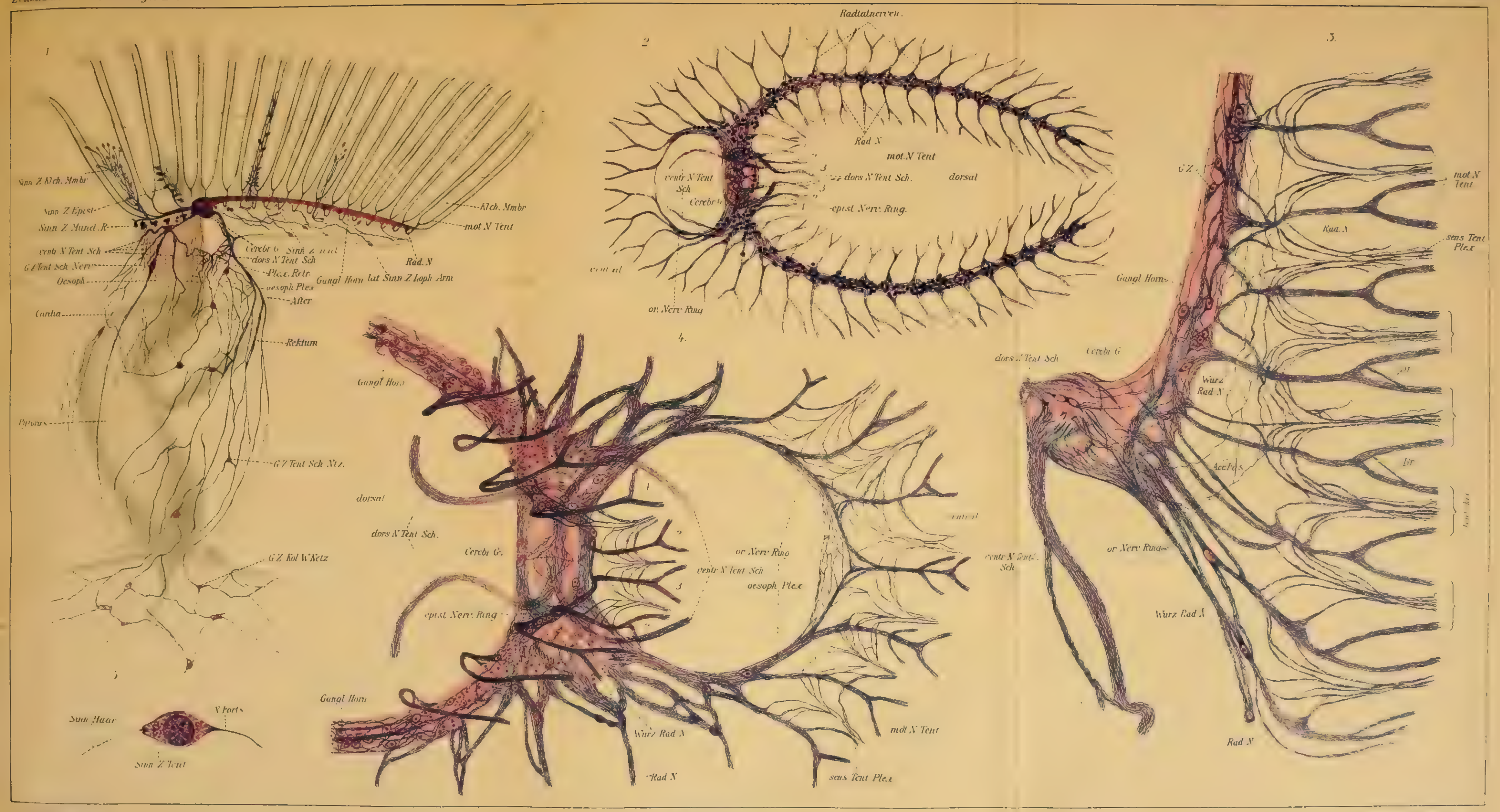


Fig. 16.

Fig. 17.

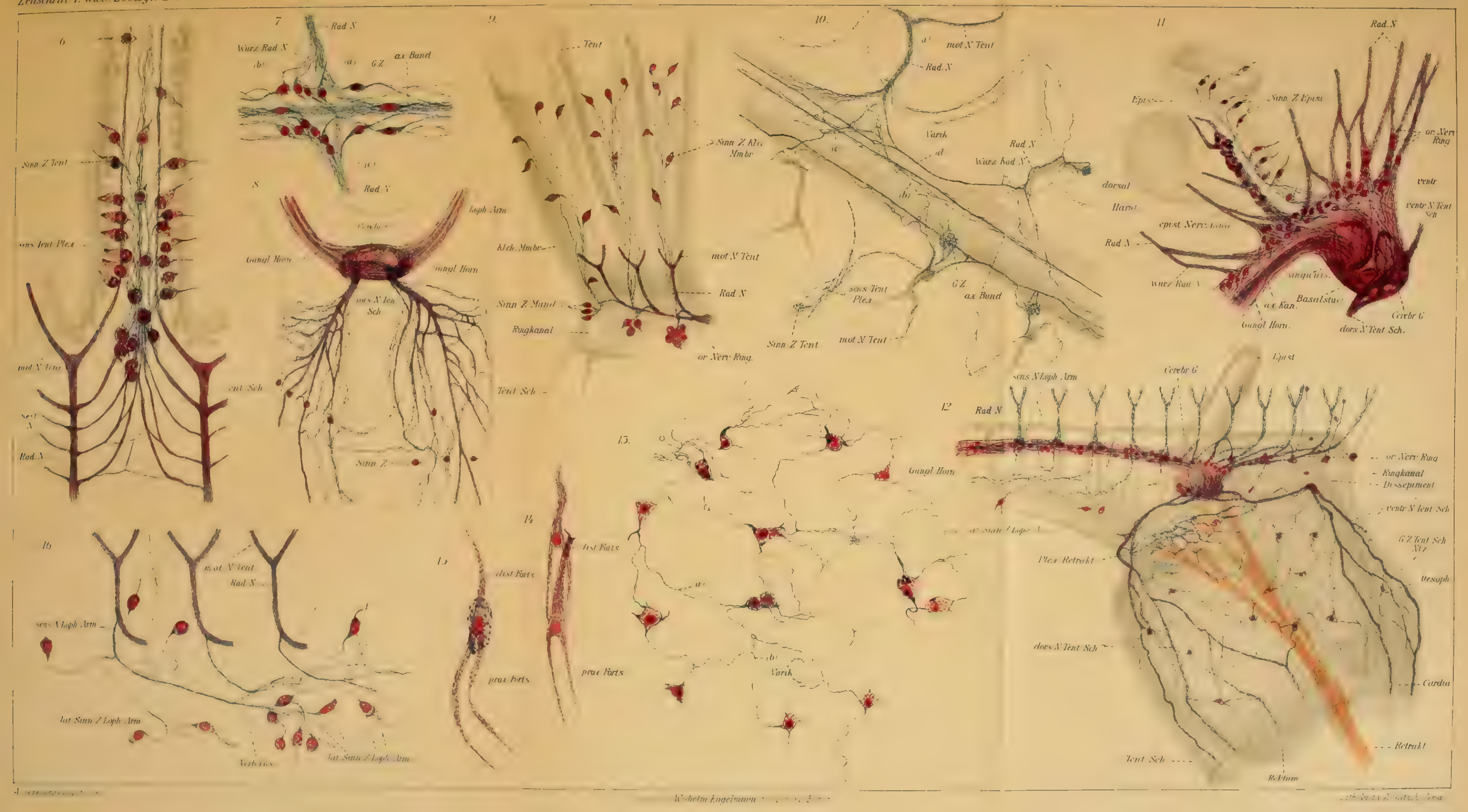
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig





Radialnerven
Rad N
mot N Tent
dors N Tent Sch.
dorsal
epist Nerv Ring
Cerebr G
or Nerv Ring
Kl.ch. Mmbr
mot N Tent
Rad N
Rektum
After
Gangl Horn
dorsal
dors N Tent Sch.
Cerebr G.
or Nerv Ring
ventr N Tent Sch
oesoph Plex
epist Nerv Ring
Wurz Rad N
mot N Tent
Rad N
sens Tent Plex
sens Tent Plex
mot N Tent
Rad N
Wurz Rad N
Sinn Haar
N Forts

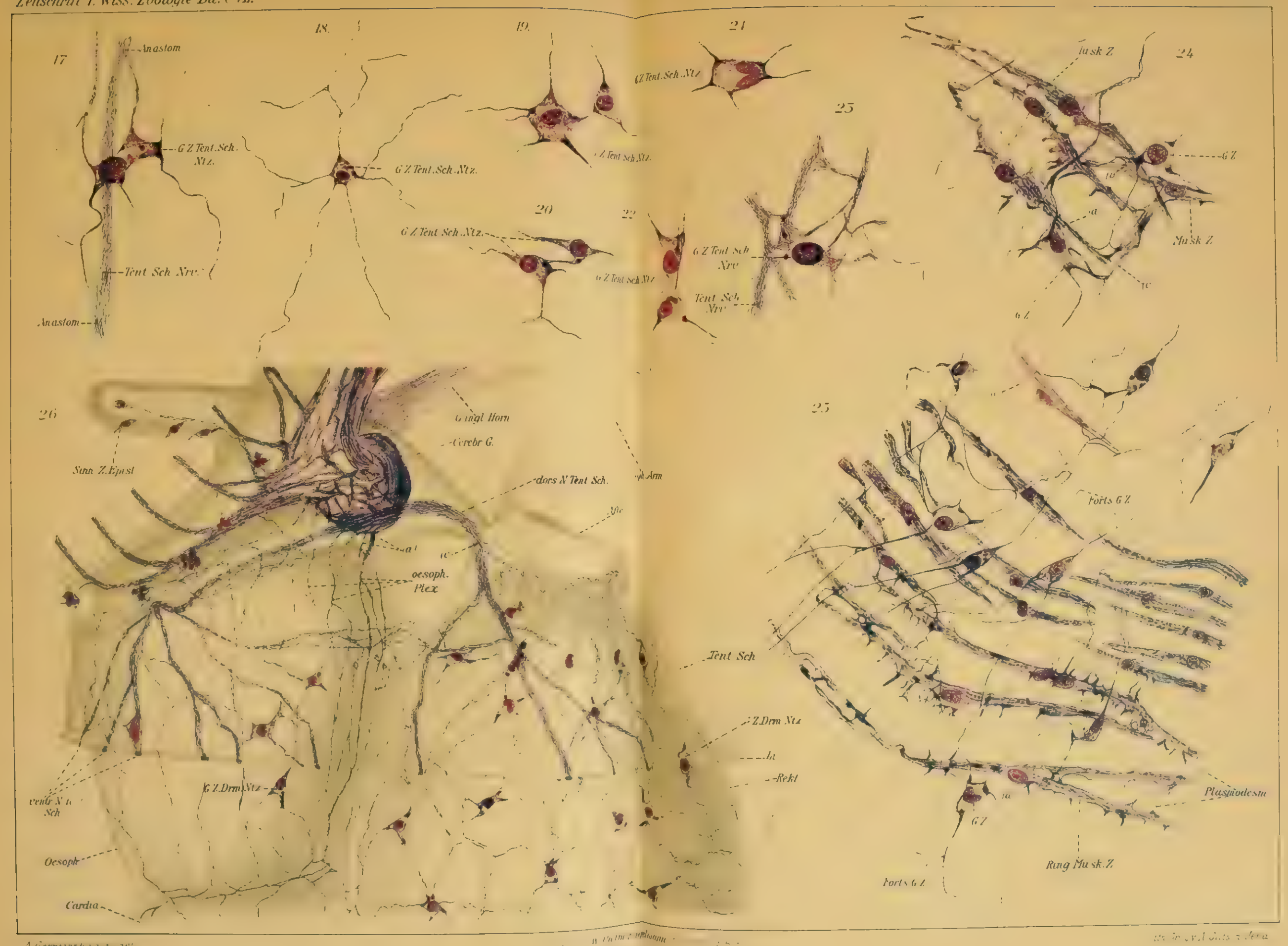



6
Sinn Z Tent
mot N Tent
Rad N
7
Rad N
Wurz Rad N
G Z
ax Bund
8
loph Arm
Gangl Horn
Sinn Z
9.
Tent
Sinn Z Kl Mmbr
Kl Mmbr
mot N Tent
Rad N
Sinn Z Mund
Ringkanal
or Nerv Ring.
Tent Sch
10.
mot N Tent
Rad N
Varik
Wurz Rad N
sens Tent Plex
G Z
ax Bund
Sinn Z Tent
mot N Tent
11
Rad N
Sinn Z Epist
or Nerv Ring
ventr
ventr N Tent Sch
dorsal
Harn
epist Nerv
Rad N
wurz Rad N
ax Kan.
Basalstück
Gangl Horn.
Cerebr G
dors N Tent Sch.
Epist
sens N loph Arm
Cerebr G
12
Rad N
or Nerv Ring
Ringkanal
Dissepiment
ventr N Tent Sch
G Z Tent Sch
Plex Retrakt
Oesoph
dors N Tent Sch
Cardia
Tent Sch
Retrakt
13.
Gangl Horn
Varik
14
dist Forts
prox Forts
15
dist Forts
prox Forts
16
mot N Tent
Rad N
sens N loph Arm
lat Sinn Z Loph Arm
Wilhelm Engelmann









17
Anastom
G Z Tent. Sch. Ntz.
Tent Sch Nrv.
Anastom
18.
G Z Tent. Sch. Ntz.
19.
20
G Z Tent Sch. Ntz.
21
G Z Tent. Sch. Ntz
22
23
G Z Tent Sch Nrv
Tent Sch Nrv
24
Musk Z
G Z
Musk Z
26
Gangl Horn
Cerebr G.
Sinn Z. Epist
dors N Tent Sch.
Arm
oesoph. Plex
Tent Sch
Z. Drm Ntz
Rekt
G Z. Drm Ntz
ventr N T. Sch
Oesoph
Cardia
25
Forts G Z
Plasmodesm
G Z
Ring Musk. Z
Forts G Z

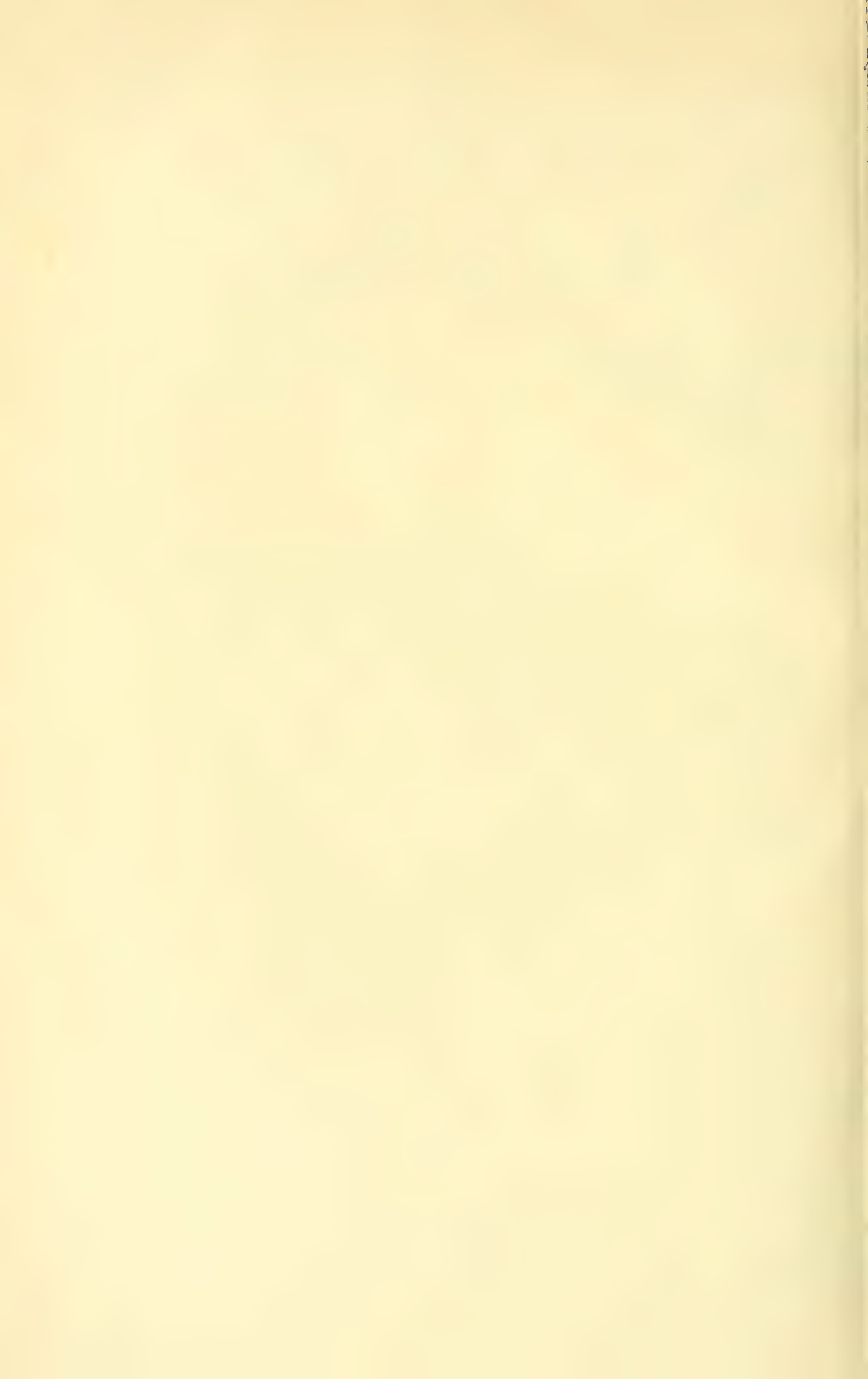
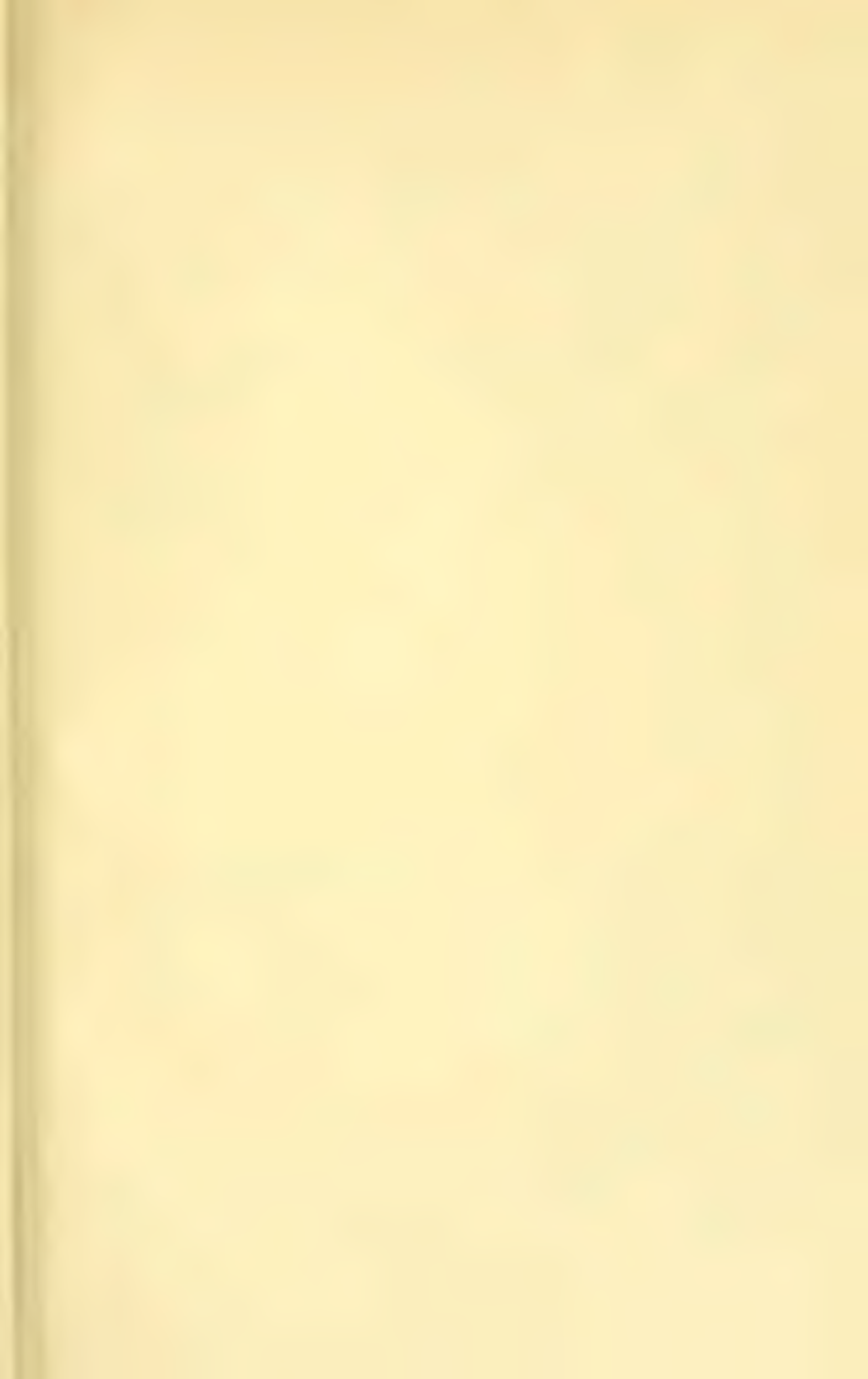




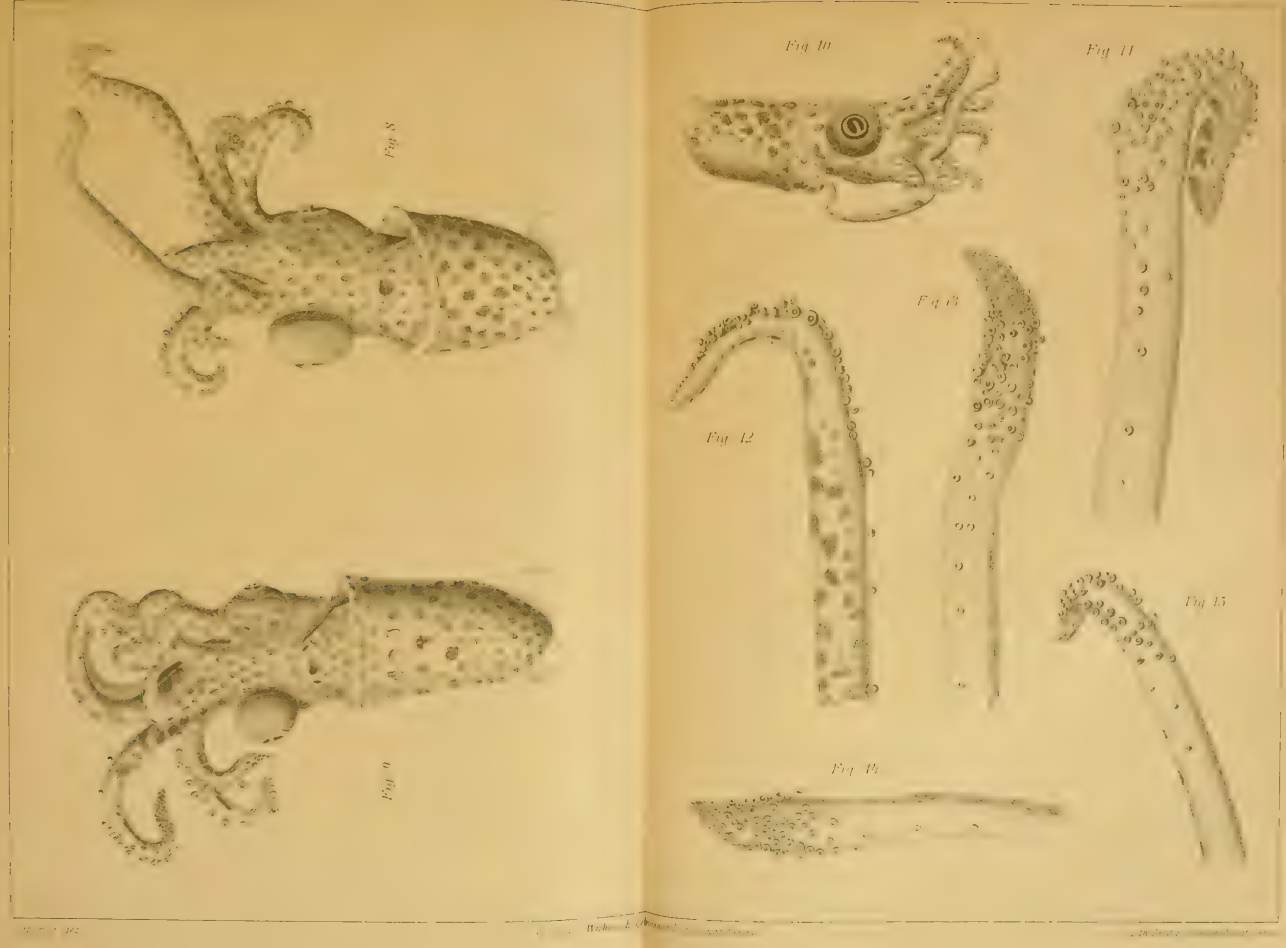


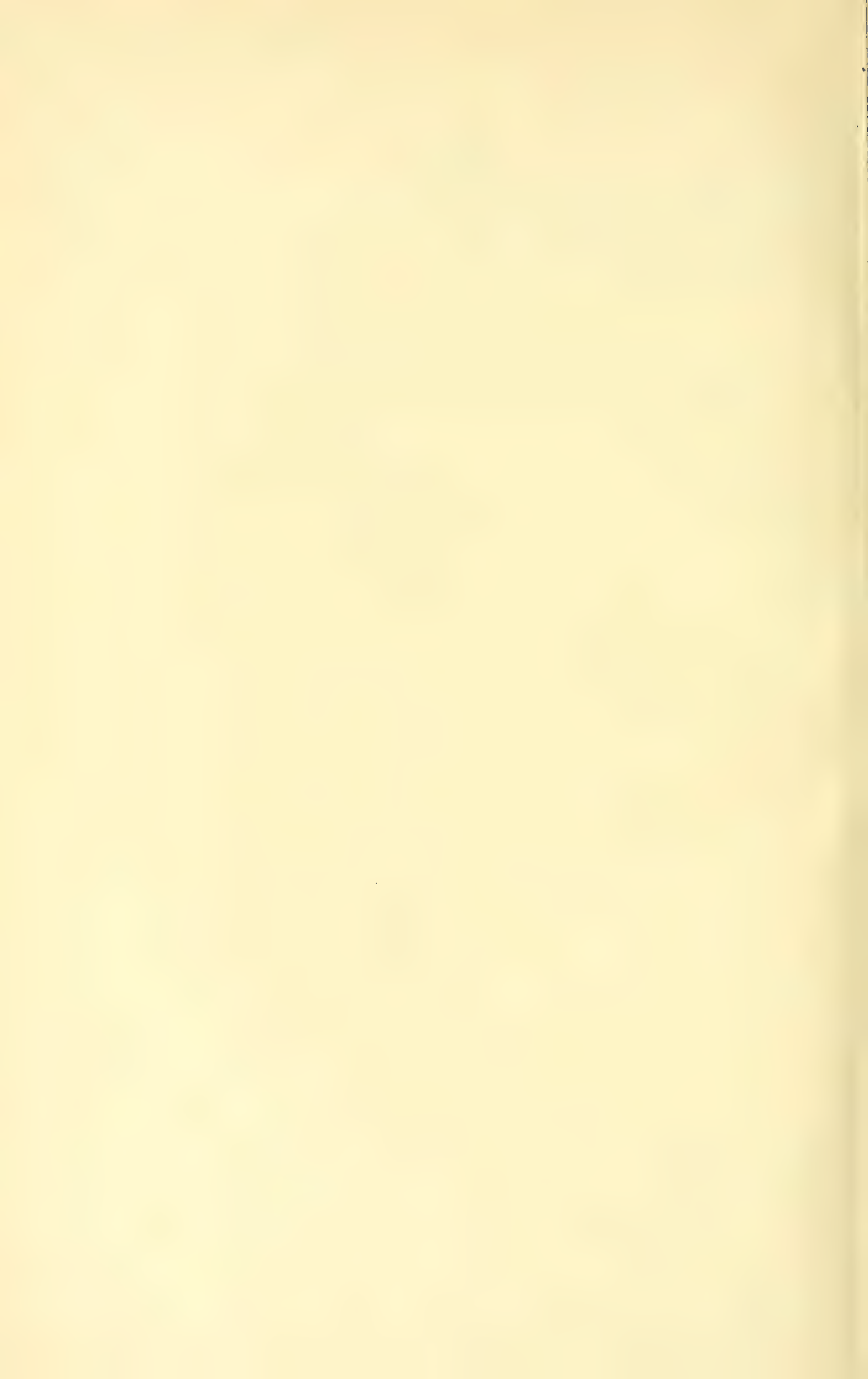

Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7.

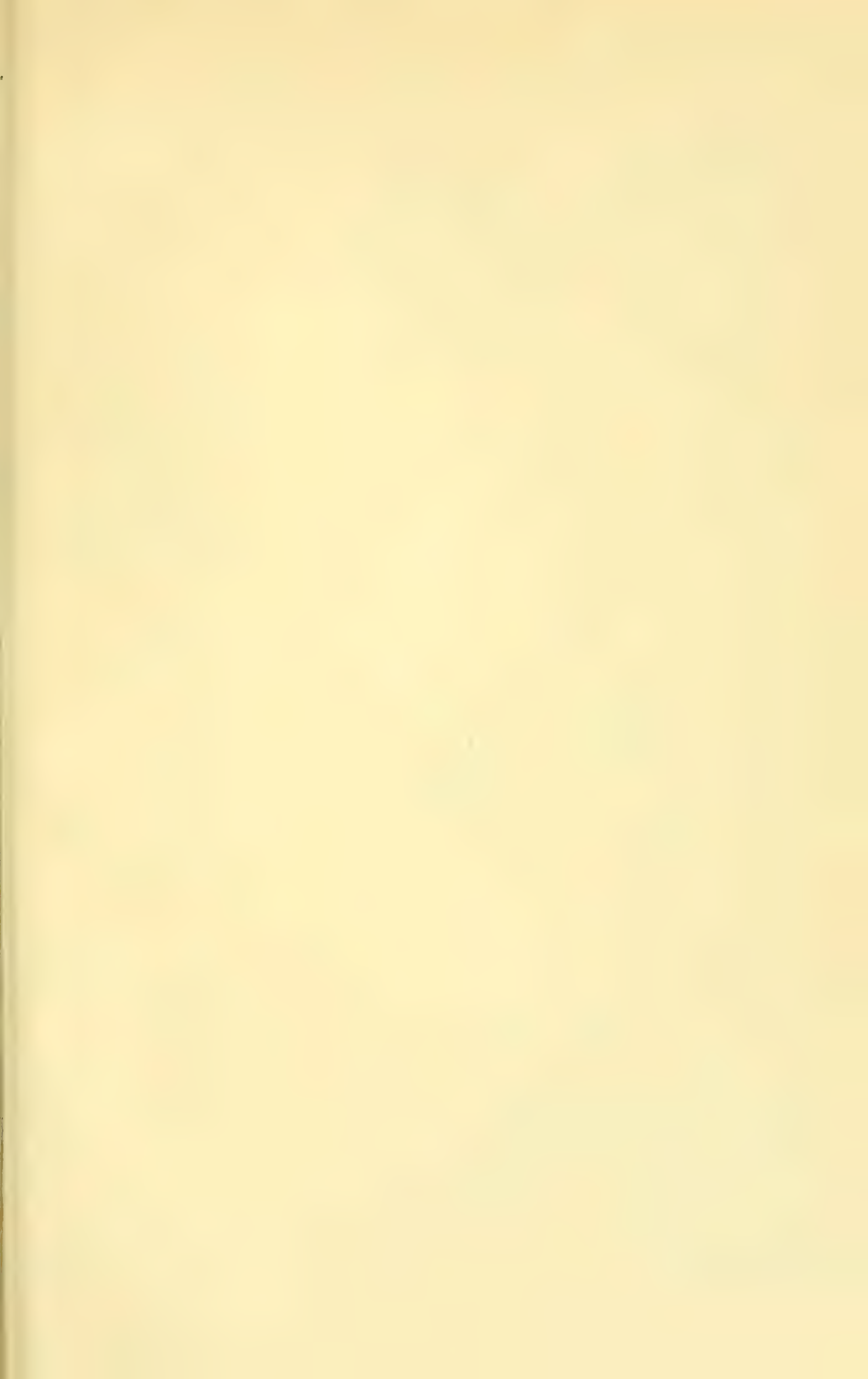







Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15







Vogel gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin









Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin

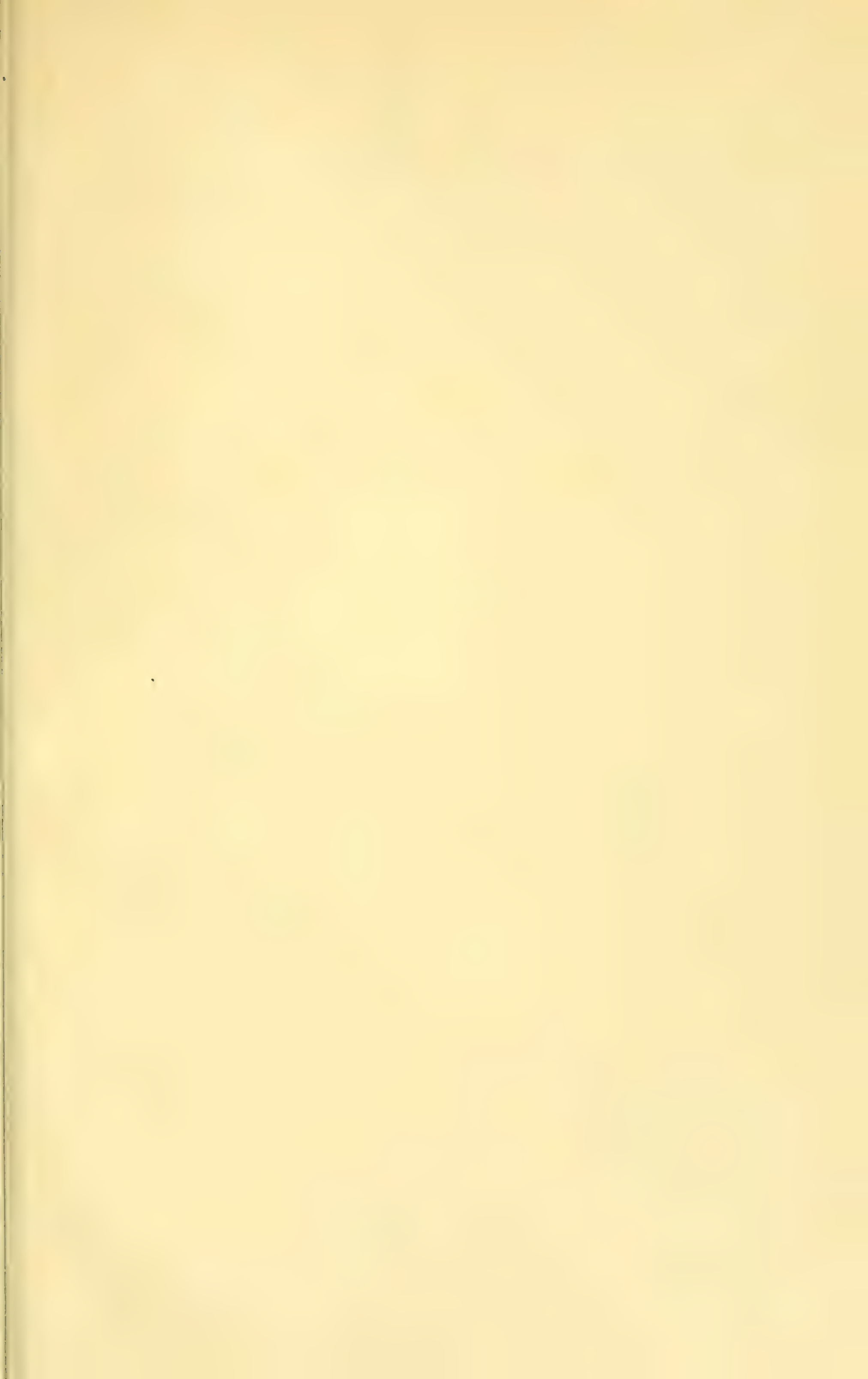




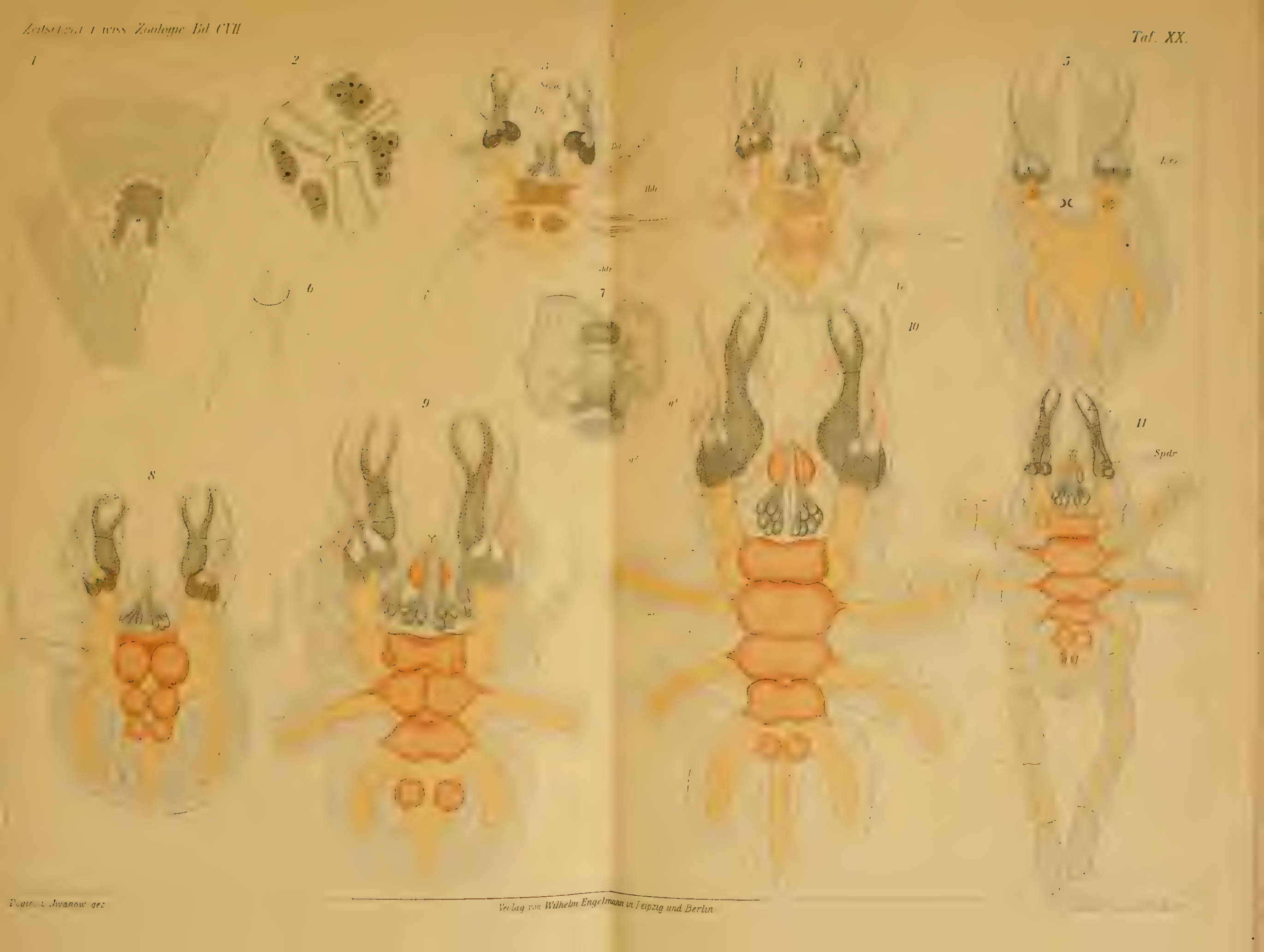



Schdr
Gg
M
Hdr
Vo
Mstr
Schdr



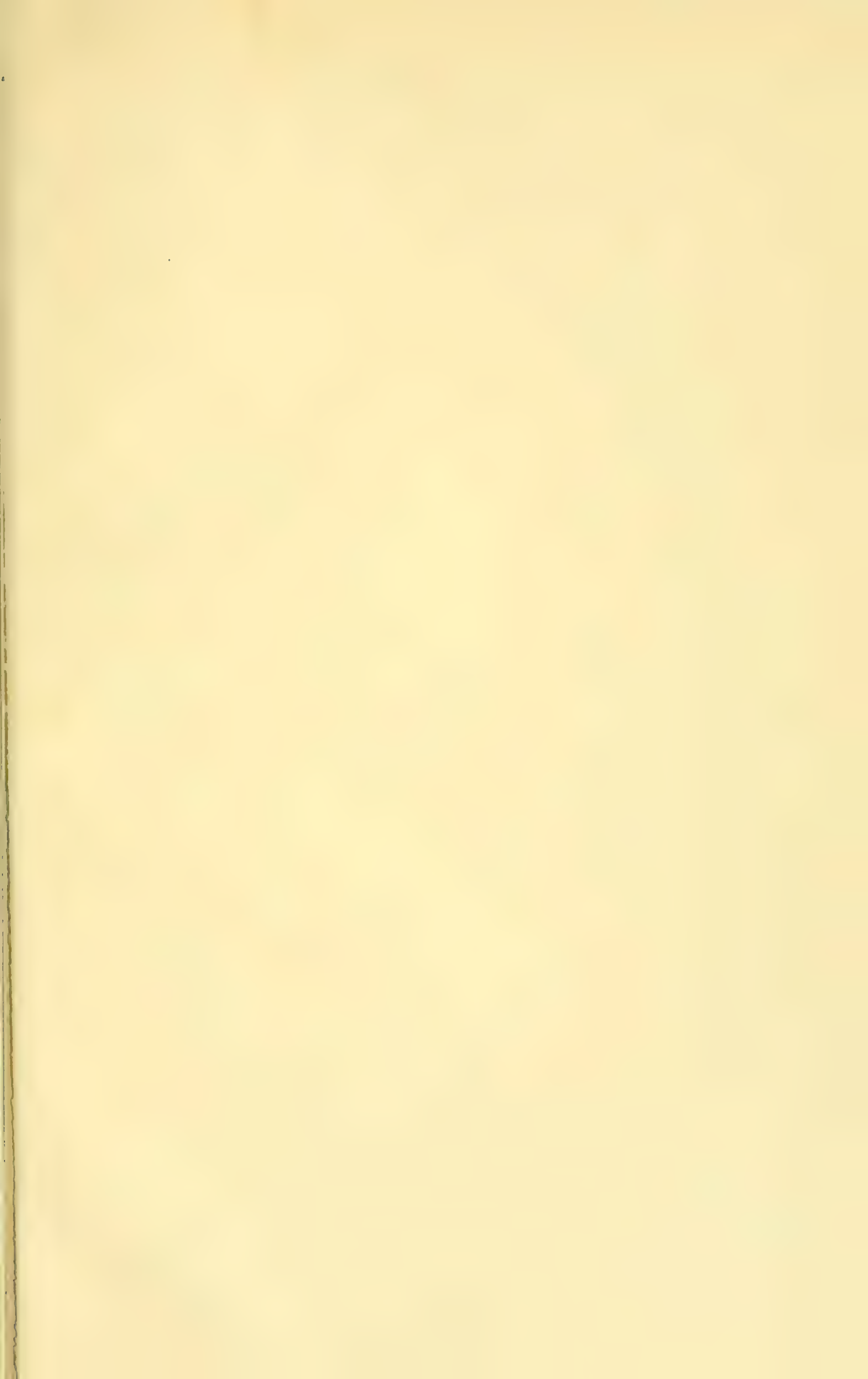


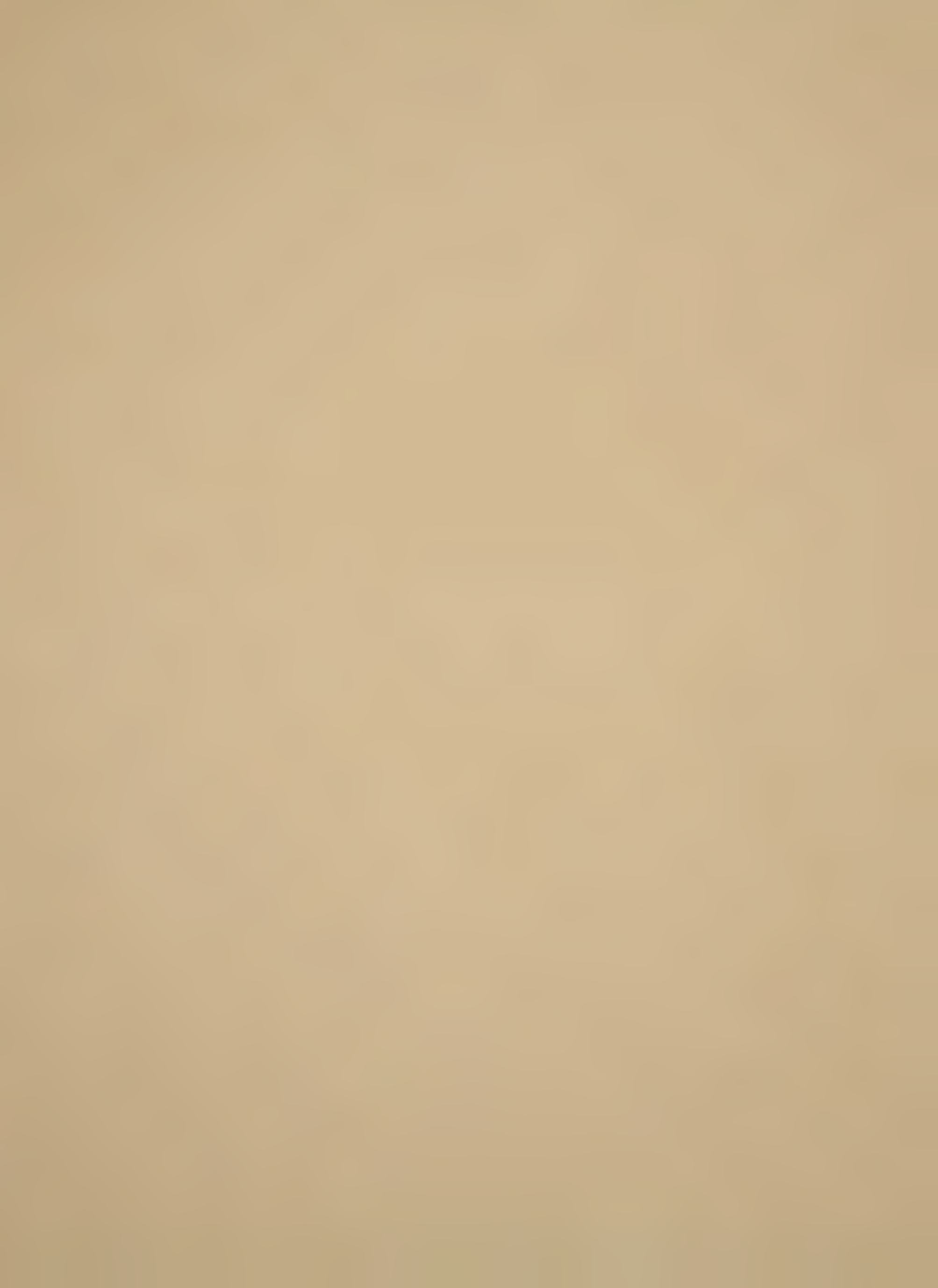


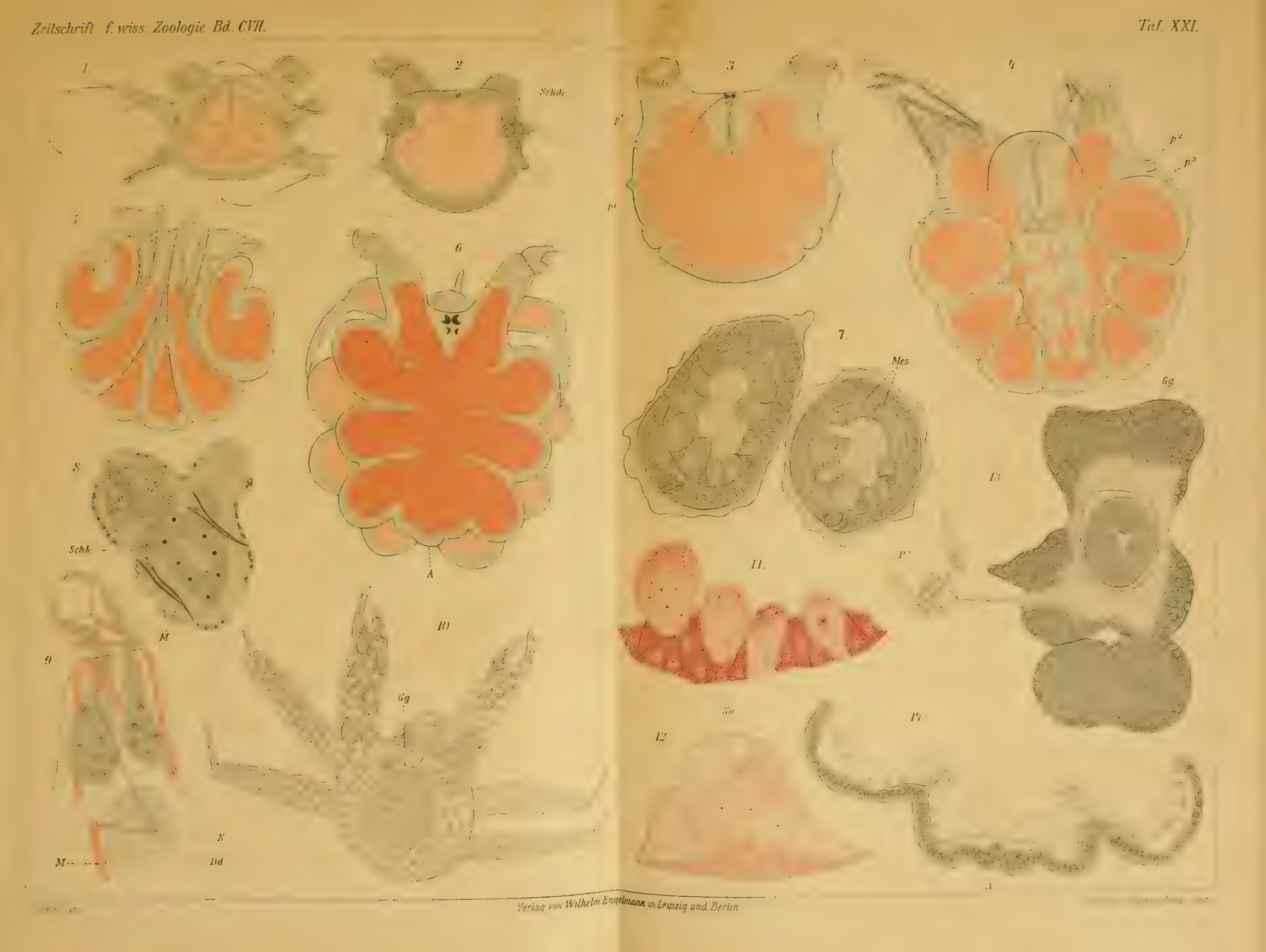


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin



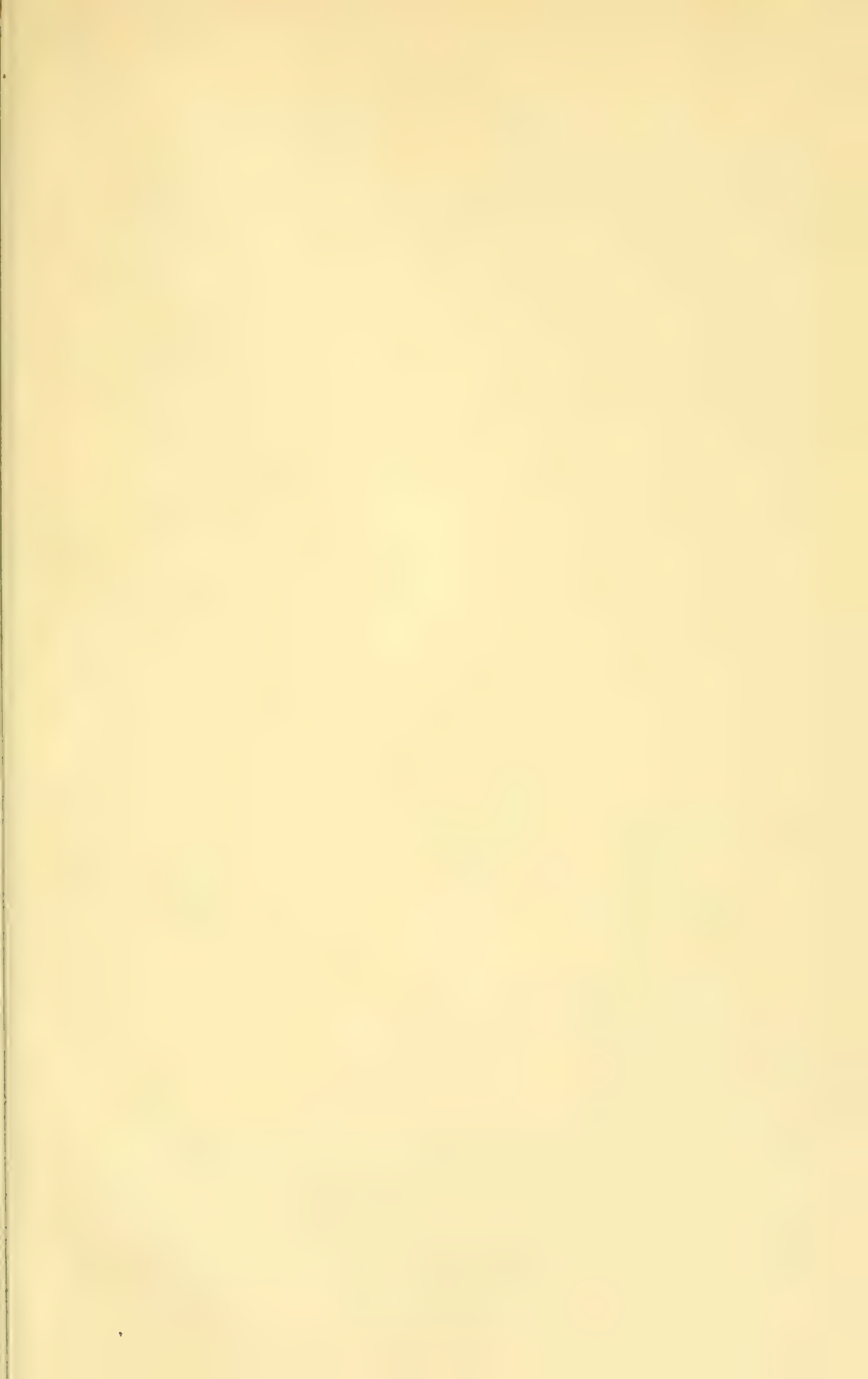






Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin









Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin





